image
not
available

VERGLEICHENDE
ANATOMIE DER WIRBELTHIERE

MIT

BERÜCKSICHTIGUNG DER WIRBELLOSEN

VON

CARL GEGENBAUR

ERSTER BAND

EINLEITUNG, INTEGUMENT, SKELETSYSTEM, MUSKELSYSTEM, NERVENSYSTEM UND SINNESORGANE

MIT 619 ZUM THEIL FARBIGEN FIGUREN IM TEXT

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1898.

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.

Festschrift

zum

siebenzigsten Geburtstage

von

Carl Gegenbaur

am 21. August 1896.

3 Bände in gr. 4°.

Erster Band: Mit 15 Tafeln und 77 Abbildungen im Text. 1896. ℳ 50.—.

Inhalt: Haeckel, Ernst, Die Amphorideen und Cystoideen. Beiträge zur Morphologie und Phylogenie der Echinodermen. Mit fünf Tafeln und 25 Figuren im Text. ℳ 20.—. — Maurer, Dr. F., Die ventrale Rumpfmuskulatur einiger Reptilien. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Mit vier Tafeln. ℳ 16.—. — Klaatsch, Dr. Hermann, Die Brustflosse der Crossopterygier. Ein Beitrag zur Anwendung der Archipterygium-Theorie auf die Gliedmaßen der Landwirbelthiere. Mit vier Tafeln und 42 Figuren im Text. ℳ 12.—. — Göppert, Dr. E., Die Morphologie der Amphibienrippen. Mit zwei Tafeln und 10 Figuren mit Text. ℳ 10.—.

Zweiter Band: Mit 18 Tafeln und 85 Abbildungen im Text. 1896. ℳ 56.—.

Inhalt: Boas, Dr. J. E. V., Über Neotenie. ℳ 1.20. — Hertwig, Dr. Richard, Über die Entwickelung des unbefruchteten Seeigeleies. Ein Beitrag zur Lehre von der Kerntheilung und der geschlechtlichen Differenzirung. Mit drei Tafeln. ℳ 9.—. — Hertwig, Dr. Oskar, Experimentelle Erzeugung thierischer Missbildungen. Mit einer Tafel und 7 Figuren im Text. ℳ 4.—. — Corning, Dr. H. K., Merocyten und Umwachsungsrand bei Teleostiern. Mit zwei Tafeln. ℳ 6.—. — v. Davidoff, Dr. M., Über die Entstehung des Endokardepithels bei den Reptilien. Mit einer Tafel. ℳ 3.—. — Hubrecht, Dr. A. A. W., Die Keimblase von Tarsius. Ein Hilfsmittel zur schärferen Definition gewisser Säugethierordnungen. Mit einer Tafel und 15 Figuren im Text. ℳ 7.—. — Solger, Dr. B., Über den feineren Bau der Glandula submaxillaris des Menschen mit besonderer Berücksichtigung der Drüsengranula. Mit zwei Tafeln. ℳ 8.—. — v. Koch, Dr. G., Das Skelett der Steinkorallen. Eine morphologische Studie. Mit einer Tafel und 23 Figuren im Text. (Nicht apart zu haben.) — van Bemmelen, Dr. J. F., Bemerkungen über den Schädelbau von Dermochelys coriacea. Mit einer Tafel. ℳ 3.—. — Rosenberg, Dr. Emil, Über die Wirbelsäule der Myrmecophaga jubata Linné. Mit drei Tafeln und 2 Figuren im Text. ℳ 8.—. — Scott, W. B., Die Osteologie von Hyracodon Leidy. Mit drei Tafeln. ℳ 6.—. — Seydel, Dr. med. O., Über die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Land- und Sumpfschildkröten. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Mit 38 Figuren im Text. ℳ 8.—.

Dritter Band: Mit 17 Tafeln und 98 zum Theil farbigen Abbildungen. 1897. ℳ 75.—.

Inhalt: Goronowitsch, Dr. N., Der Trigemino-Facialis-Komplex von Lota vulgaris. Mit zwei Tafeln. ℳ 7.—. — Haller, Dr. B., Der Ursprung der Vagusgruppe bei den Teleostiern. Mit vier Tafeln und 1 Figur im Text. ℳ 10.—. — Leche, Dr. Wilhelm, Untersuchungen über das Zahnsystem lebender und fossiler Halbaffen. Mit einer Tafel und 20 Figuren im Text. ℳ 5.—. — Weber, Dr. Max, Vorstudien über das Hirngewicht der Säugethiere. ℳ 2.— —. Semon, Dr. Richard, Das Exkretionssystem der Myxinoiden in seiner Bedeutung für die morphologische Auffassung des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Mit zwei Tafeln. ℳ 4.—. — Ruge, Dr. Georg, Über das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbelthieren. Mit 76 zum Theil farbigen Figuren im Text. ℳ 20.—. — Fürbringer, Dr. Max, Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Mit acht Tafeln und 1 Figur im Text. ℳ 40.—.

VERGLEICHENDE

ANATOMIE DER WIRBELTHIERE.

VERGLEICHENDE
ANATOMIE DER WIRBELTHIERE

MIT

BERÜCKSICHTIGUNG DER WIRBELLOSEN

VON

CARL GEGENBAUR

ERSTER BAND

EINLEITUNG, INTEGUMENT, SKELETSYSTEM, MUSKELSYSTEM,
NERVENSYSTEM UND SINNESORGANE

MIT 619 ZUM THEIL FARBIGEN FIGUREN IM TEXT

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1898.

image
not
available

image
not
available

VORWORT.

Es ist eine lange Zeit vergangen, seit mein »Grundriss der vergleichenden Anatomie« das letzte Mal erschien und der Aufforderung zu einer neuen Auflage nicht entsprochen werden konnte. Das Lehrbuch der Anatomie des Menschen verlangte mit seinen Auflagen mehr Zeit als ich erwarten durfte. Ich war damit aber nicht in ein fremdes Gebiet übergetreten. Denn wie auch die specialisirtere Behandlung hervortreten musste, so walteten doch dieselben Gesichtspunkte für die Beurtheilung des Zusammenhanges der Organe mit der Function und der daraus entspringenden Bedeutung für den Organismus.

Seitdem hat große Regsamkeit im biologischen Gebiete, besonders auf dessen morphologischer Seite, nicht bloß eine reiche Mehrung empirischen Wissens gebracht, sondern auch in mancher Richtung neue Wege zu eröffnen und einzelne Zweige zu einer selbständigen Entfaltung zu leiten versucht. Die vergleichende Anatomie ist dabei nicht in Nachtheil gekommen, und wenn im Wechsel der Zeiten auch manche ihrer alten Förderstätten an Bedeutung mehr oder minder zurücktrat, so ist daraus keine Schmälerung des Zuwachses entstanden, und die Verbreitung der Wissenschaft im Gefolge der selbst nach entferntesten Ländern sich ausdehnenden höheren Cultur erweist sich auch unserer Disciplin zu ersichtlichem Vortheil.

Damit entstand aber auch für mich bezüglich der Behandlung dieses ungeheueren Materials manche Frage, deren Erwägung die in diesem Buche mir gestellte Aufgabe auf die Wirbelthiere sich concentriren ließ. Deren Beziehung zum Menschen und die mächtige Bedeutung, welche die Vertebraten-Anatomie gerade in ihrer vergleichenden Behandlung für die Anthropotomie besitzt, stellten mir jene in den Vordergrund. Dies fand Bestärkung im Verhalten der wirbellosen Thiere. Die so mächtig

und so vielfältig zum Ausdrucke kommende Divergenz der Organisation derselben führt bei näherem Eingehen zu einer völlig getrennten Behandlung jeder einzelnen der zahlreichen Abtheilungen und damit mehr oder weniger zu einer Auflösung der Continuität in der Darstellung. Die so gründliche Bearbeitung der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen durch A. LANG, sowie für die ontogenetischen Vorgänge das Werk von KORSCHELT und HEIDER genügen vortrefflich jenen Anforderungen, und rechtfertigen zugleich die von mir gewählte Beschränkung des Stoffes. Aber ein vollständiges Übergehen der Wirbellosen schien mir doch ein Fehler, da von daher nicht wenig Licht auf die niedersten Zustände auch der Wirbelthiere fällt und auch bei ganz kurzen, nichts weniger als ausführlichen Darstellungen jener, die Vertebraten-Organisation in ihrer Gegensätzlichkeit und dadurch in ihrem Charakteristischen schärfer hervortritt.

Der Werth solcher Wechselbeziehung kommt am Ganzen zum Ausdrucke. In allen Wissenszweigen hat sie sich längst bewährt, und die Fortschritte in jenen sind aufs innigste damit verbunden, ja durch jene Wirkung bedingt. Ich möchte sagen, dies sei auch allgemein anerkannt, wenn nicht gerade für die hier in Betracht kommenden Disciplinen auch andere Meinungen beständen und der Einfluss der vergleichenden Anatomie auf jene des Menschen als nicht nur nicht nothwendig, ja sogar als schädlich betrachtet würde. Weil die Lehrfächer getrennte sind, darf auch nicht das Eine auf das Andere wirken, selbst wo es sich doch nur um verwandte Organisationen handelt. Das beeinträchtigt die Selbständigkeit! Als ob auch auf anderen Wissensgebieten aus jener Wechselwirkung eine Verschmelzung als nothwendige Folge entstanden sei!

Indem also den Wirbelthieren eine ausführlichere Behandlung zu Theil ward, so ging das doch kaum über Grundzüge hinaus. Dass ich diese Bezeichnung in der Überschrift vermied, geschah mehr, um Verwechselungen mit meinen älteren Publicationen dieser Art vorzubeugen, welche so benannt waren. Das Hauptsächlichste überall in den Vordergrund zu stellen, Nebensachen mehr untergeordnet zu behandeln, wie sich's gebührt, war mein Bestreben. Wenn in dieser Schätzung des Stoffwerthes die Meinungen nicht übereinstimmen, da, wie einem Jeden das, was er in der Nähe hat, größer erscheint als ferner Liegendes, so auch die Objecte der jeweiligen, vielleicht exclusiven Beschäftigung an Bedeutung gegen andere contrastiren, indem sie gegen diese jeweils höhere Geltung erlangten, so musste auch hier der Standpunkt maßgebend sein. Er

ergab sich aus der Aufgabe, welche die Gewinnung eines Überblickes über einen weiteren Umfang zum Ziele hatte.

In der überaus reichen Literatur der letzten Decennien traten neben vielen, gewöhnlich hierher gerechneten, aber andere Zwecke verfolgenden Schriften nicht wenige für die Grundlagen der vergleichenden Anatomie bedeutsame und ihren Ausbau fördernde hervor, und es entstanden Fortschritte nach allen Richtungen. Freilich blieben auch dabei noch viele Lücken, und aus jeglichem Fortschritte der Erkenntnis erwachsen für dieselbe auch neue Probleme. Das ist ja das Leben einer Wissenschaft, dass sie nicht zum Abschlusse kommt, das wäre ihr Ende, ihr Tod.

Unter jenen bedeutsamen Schriften nehmen auch die eine hervorragende Stelle ein, die, zahlreich und zielbewusst, im Laufe der Jahre von vielen jüngeren Freunden ausgingen. Ich muss dieser Arbeiten um so mehr hier gedenken, als ich ohne sie an der Ausführung dieses Buches hätte zweifeln müssen. Der Weg, welchen eine Forschung einschlägt, ist nicht gleichgültig. Er soll zu einem Ziele führen, und dieses bestimmt des Weges Richtung und muss im Auge bleiben, wenn der Weg nicht zu einem Irrpfade werden soll. Die Aufgabe der Forschung ist ihr Ziel, es wird erreicht mit der Lösung der ersteren. Der Weg ist die Methode, deren Qualität aus dem Resultate sich bestimmt. Sie ist an sich weder gut noch schlecht, sondern wird dieses in ihrer Anwendung, ausgesprochen in dem Ergebnisse. Beim Fehlen eines solchen ist es ein trauriger Trost, die Methode sei doch eine gute gewesen, wie man es zuweilen vernehmen kann. Sie ist immer eine ungenügende oder eine schlechte, wenn sie keine Aufgaben löst und damit ohne Ergebnisse ist.

Bei dem Versuche einer Bewältigung des in der Literatur gebotenen Materials musste dessen Zustand zum Ausdrucke kommen: das Maß des so oft bedeutenden Fortschrittes, der auf der einen Seite sich ausbildete, wie auch das Ungenügende oder Lückenhafte der empirischen Erkenntnis, welches auf der anderen hervortrat. Wo es sich um aus der Vergleichung zu gewinnende Erkenntnisse des Zusammenhanges handelt, kann auch die genaueste Kenntnis vereinzelter Befunde nicht genügen, wenn die Anschlüsse an andere nur theilweise oder noch gar nicht durch die Forschung ermittelt sind. Demgemäß konnte sich die Darstellung bald auf breiterer Bahn bewegen, bald fand sie in der Unvollkommenheit der thatsächlichen Unterlagen naturgemäße Beschränkung. Für die Angaben der Literatur kamen die oben berührten Gesichtspunkte wieder in Betracht

und Vollständigkeit habe ich nicht angestrebt. Es wäre dafür allein mehr als der Umfang dieses Buches nöthig gewesen. So war auch hier eine Beschränkung auf das Wichtigste geboten. Da dieses Buch während eines längeren Zeitraumes seine Ausarbeitung fand und auch für die Drucklegung keine kurze Frist genügte, konnte manches Neuere nicht zur Verwerthung gelangen. Dem Ganzen wird dadurch kein Eintrag geschehen.

Für die Mühen der Arbeit fand ich reiche Entschädigung in dem Genusse, welchen die Erkenntnis bietet, die Einblicke in den Zusammenhang der Organisation und in ihre wechselseitigen Beziehungen, welche das Gesammte zum Verständnisse kommen lassen. Dieses Gefühl der Befriedigung ist der Freude des Wanderers gleich an einem mühevoll erklommenen Ziele, wo der Ausblick die Mühen vergessen lässt. Es wirkt aber hier ebenso noch in einer anderen wohlthätigen Richtung. Es lässt die Unbilden verachten, welche uns in mannigfacher Art auf dem Lebenswege begegnen und die auch im Alter nicht fern bleiben, selbst da, wo man sie zu erwarten nicht gewohnt sein mag.

Für den zweiten, minder umfänglichen Band dieses Werkes ist der größte Theil des Textes bereits geschrieben. Ich hoffe, dass es mir vergönnt sein werde, in nicht allzu ferner Zeit den zweiten Band diesem ersten folgen lassen zu können, für welchen ich den Wunsch ausspreche, er möge den Freunden unserer Wissenschaft nicht unwillkommen sein.

Heidelberg, Juli 1898.

Carl Gegenbaur.

INHALTS-VERZEICHNIS.

Einleitung.

Begriff und Aufgabe der vergleichenden Anatomie.

§ 1.

Wie die *Biologie* nach ihrem Objecte in Thier- und Pflanzenlehre (Zoologie und Botanik im weitesten Sinne) sich sondert, so ergeben sich für beide wieder verschiedene Betrachtungsweisen in der *Morphologie* und *Physiologie*, jede mit besonderen, der Verschiedenheit der Aufgabe entsprechenden Methoden der Forschung. Die Morphologie (Formenlehre) behandelt die Gestaltung des Körpers und die ihn zusammensetzenden Theile in ihren Wechselbeziehungen, während die Physiologie die Verrichtungen jener Theile im Dienste des Körpers zur Aufgabe hat (Functionslehre). Innerhalb der Morphologie theilt sich die Aufgabe in die Erforschung der Zusammensetzung des Körpers oder seiner Structur aus geformten Bestandtheilen: *Anatomie*, und jene seiner allmählichen Entstehung: *Entwickelungsgeschichte*.

Als Structurlehre der thierischen Organismen untersucht und prüft die Anatomie diese Theile nach ihrer Beschaffenheit und Anordnung sowie nach ihrer Bedeutung für den gesammten Organismus, für den jene Theile als *Organe* sich darstellen. Das Verfahren der Anatomie ist analysirend, sie löst den Körper in seine Organe auf; indem sie diese sowohl auf einander als auch auf den gesammten Körper bezieht, das Einzelne in seiner Abhängigkeit vom Ganzen darstellt, gewinnt sie auch in dieser Form wissenschaftliche Bedeutung. Dabei dient ihr die Physiologie, welche die Verrichtungen der Organe und damit den Werth derselben für den Organismus bestimmt.

Mit einer Ausdehnung der anatomischen Erfahrungen über eine größere Zahl verschiedener Organismen entsteht das Bedürfnis nach einer Ordnung der mannigfaltigen Zustände und nach Gewinnung gemeinsamer Gesichtspunkte zur Beurtheilung der einzelnen anatomischen Thatsachen. Diese bleiben, nur auf den Organismus bezogen, dem sie angehören, ohne Zusammenhang, und auch die genaueste Kenntnis des Baues und der Leistungen der Organe einer großen Summe verschiedener Organismen liefert nur die Vorstellung mannigfaltiger und differenter Einrichtungen, welche lose neben einander stehen.

Die Verknüpfung der durch die anatomische Empirie aufgedeckten und festgestellten einzelnen Thatsachen liefert die *Vergleichung*. Sie wird zur *Methode*,

indem sie nach logischen Gesetzen die gleichartigen Befunde ermittelt und zusammenstellt, das Ungleichartige ausschließend. Dabei berücksichtigt sie nicht nur Alles, was beim anatomischen Befund überhaupt in Betracht kommt: Lagerung zu anderen Körpertheilen, Gestalt, Zahl, Umfang, Structur und Textur, sondern auch die Genese der Theile, und stellt sich damit auf den Boden der Morphologie. Sie erhält dadurch für die einzelnen Theile Reihen von Zuständen, in denen die Extreme bis zur Unkenntlichkeit von einander verschieden sein können, aber unter einander durch zahlreiche Mittelstufen verbunden sind. Das Verfahren der *vergleichenden* Anatomie ist also ein *synthetisches*, welches die Analyse voraussetzt oder, nur auf sie sich stützend, eine höhere Stufe der anatomischen Forschung repräsentirt. Sie steht nicht im Gegensatze zur Empirie, denn diese bildet ihre Grundlage.

In der *Vergleichung* an sich ergiebt sich keine besondere, nur der Wissenschaft eigene Operation. Es ist derselbe Denkprocess, wie wir ihn unbewusst bei jeglichem Erkennen ausführen und wie er durch Unterscheidung den menschlichen Vorstellungskreis erweitert und allmählich mit Begriffen erfüllt hat. Alle Begriffe, mögen sie concreter oder abstracter Natur sein, entspringen bewusst oder unbewusst aus Vergleichungen, welchen zunächst Gegensätzliches, dann überhaupt Verschiedenes sich gegenüber stellt und die Verschiedenheit zur Einsicht bringt. Groß und klein, hell und dunkel, eins und zwei, gut und schlecht etc. sind sämmtlich der Vergleichung entsprungene Begriffe. Dieses Vergleichen ist in der Anatomie nicht bloß durch das Object, sondern vielmehr durch kritische Anwendung zu einem besonderen Erkenntnisswege geworden und hat sich in strenger Befolgung gewisser Principien zur *Methode* gestaltet, wie weiter unten dargelegt wird.

Durch die Vergleichung werden mannigfache Formenreihen von Organen ermittelt, die sich in den verschiedenen Abtheilungen der Thiere verschieden verhalten. Innerhalb jeder der letzteren zeigt sich an einem bestimmten Organe oder an einer Organgruppe eine Anzahl von Verschiedenheiten, die sich als Modificationen zu erkennen geben. *Das Organ erscheint veränderlich.* Die Prüfung der durch die Vergleichung erkannten Veränderung oder Modification eines im Übrigen mit anderen übereinstimmenden Organs ergiebt jeweils niedere oder höhere Zustände, indem die ersteren von den letzteren ableitbar sind. *So entsteht ein Bild des Zusammenhanges,* welches uns die *Verwandtschaft* bezeugt, deren Grad sich nach der größeren oder geringeren Übereinstimmung der Organisation bemisst. Wie innerhalb der einzelnen Thierstämme die Organisation sich als eine zusammenhängende darstellt, so ergeben sich auch unter den Stämmen selbst mehr oder minder deutliche Verknüpfungen und wir vermögen mit einfachen, also niederen Zuständen beginnende, in mannigfaltig divergente höhere Zustände überleitende Organisationsreihen darzulegen.

Die aus der Vergleichung ersichtlichen Zustände fassen wir in ihrer Zusammenordnung als *Vorgänge* oder *Processe* auf, durch die der eine Zustand aus dem anderen oder einem ihm ähnlichen entstand. Die Vereinigung dieser Processe ergiebt die *Geschichte der Organe*, in der Summe von Organen jene der Organismen, dieses ist dann *Stammgeschichte* oder *Phylogenie.* Indem die vergleichende Anatomie

diese kennen lehrt, hat sie die Phylogenie zur Aufgabe und zum Ziele und lässt *die thierische Organismenwelt in ihrem gesetzmäßigen Zusammenhange erkennen.* Aus ihren Erfahrungen auf einem weiten Wissensgebiete entspringen reiche Erkenntnisquellen der organischen Natur.

Organ und Organismus.

§ 2.

Wenn wir als *Organ* einen Körpertheil bezeichnen, welchem als Function eine bestimmte Leistung für den Körper zukommt, so ergeben sich nach Maßgabe jener Functionen sehr differente Zustände, in so fern von einem Körpertheil eine größere oder geringere Summe von Leistungen ausgeführt wird. Wir unterscheiden danach *Organe verschiedener Ordnung* in physiologischem Sinne. Indem wir die Hauptverrichtungen des Körpers, wie Empfindung, Bewegung, Ernährung und Fortpflanzung, und jede wieder in ihren Unterabtheilungen durch Organe vollzogen sehen, können wir solche als höhere bezeichnen jenen gegenüber, welche nur einen Theil jener Functionen besorgen und damit, als jenen untergeordnet, als niedere sich darstellen. So gelangen wir bis zu den letzten Formbestandtheilen, aus denen die Organe sich zusammensetzen.

Mit dieser physiologischen Würdigung der Organe verknüpfen wir die *morphologische Beurtheilung* derselben, bei welcher mit der Function auch der formelle und der materielle Zustand des Organs in Betracht tritt. Nicht das Maß der Verrichtungen für sich, sondern das Verhalten des Organs zu diesen wird alsdann bestimmend, und jenes Organ erscheint als ein *höheres,* an welchem der Bau sich nicht bloß der Gesammtleistung, sondern allen deren Unterabtheilungen gemäß gestaltet hat. Als *niederes* dagegen erscheint uns ein Organ, an welchem die Hauptleistung nicht in Einzelfunctionen getrennt, von der Gesammtheit derselben vollzogen wird. Physiologische und morphologische Betrachtung führen somit zu von einander verschiedenen Auffassungen, wie auch der Weg ein verschiedener ist.

Durch die Zusammensetzung aus Organen wird der Körper zum *Organismus.* Diesen Begriff übertragen wir aber auch auf Zustände des Körpers, in welchen er nur »potentia« Organe umschließt, indem deren Verrichtungen noch mehr oder minder durch den gesammten Körper besorgt werden.

Die Entstehung der Organe und ihre Veränderung.

Anpassung.

§ 3.

Die Beziehungen jedes Organismus zu der Außenwelt, in der er lebt, und von der er Einwirkungen empfängt, von der er Stoffe entnimmt und an die er wiederum solche abgiebt, bedingen einen Einfluss der Außenwelt auf den Organismus.

Dieser Einfluss macht sich geltend in Veränderungen, welche auf eine dem Organismus inhärirende *Veränderlichkeit* rückschließen lassen.

Der Organismus verändert sich den Bedingungen gemäß, welche auf ihn einwirken, er passt sich jenen an. Wir bezeichnen daher diesen Vorgang als Anpassung (Adaptation). Aus dieser Anpassung geht die Entstehung der bestimmten Theile des Körpers, die wir Organe nennen, hervor. Sie bildet somit einen fundamentalen Vorgang, aus welchem die gesammte Complication des Organismus entspringt. Denken wir uns an einem einfachsten Organismus alle Theile der Oberfläche in gleichartigen functionellen Verhältnissen, so dass z. B. an jedem Theile die Oberfläche Nahrung aufzunehmen im Stande ist, die, im Inneren des Körpers verdaut, der Erhaltung desselben dient, so ist hier noch kein bestimmtes Organ für die Ernährung. Die Aufnahme der Nahrung bei einem solchen Organismus erfolgt überall an der Oberfläche und überall im Inneren wird sie verändert. Kommt ein solcher Organismus zur Festheftung, so ist zunächst der festsitzende Theil von jener Verrichtung ausgeschlossen, und die entgegengesetzte Körperoberfläche wird für die Nahrungsaufnahme am geeignetsten. Hier wird eine Stelle bei fortgesetzter Verwendung zur Nahrungsaufnahme allmählich eine Mundöffnung darstellen, die in den die aufgenommene Nahrung bergenden Raum führt. Es entsteht so ein einfachster Darm aus der Anpassung an die äußeren Lebensverhältnisse. Ich wähle dieses Beispiel, weil es die Nothwendigkeit der Entstehung jenes Organs zur Einsicht bringt. Dass auch im freien Zustande eines Organismus ein ähnlicher Vorgang zu dem gleichen Resultate führen kann, soll nicht als ausgeschlossen gelten, aber dann wären zur Erklärung Anpassungsbedingungen vorauszusetzen, welche viel weniger klar liegen, als in dem gewählten Beispiele.

Die Anpassung wird durch eine Veränderung der Leistung eingeleitet, so dass also die *physiologische Beziehung* der Organe hier die Hauptrolle spielt. Da die Anpassung nur der Ausdruck jener Veränderung der Function ist, wird die Modification der Function ebenso wie ihre Äußerung als ein allmählich sich vollziehender Vorgang zu denken sein. In der Anpassung giebt sich somit der engste Zusammenhang zwischen functionellem und morphologischem Verhalten des Organs kund. Die physiologische Function beherrscht in gewissem Sinne das Organ, und darin ist das Morphologische dem Physiologischen untergeordnet.

Der in der Anpassung erscheinende Vorgang ist ein langsamer aber stetiger, den wir erst in Reihen von Generationen zum Ausdrucke führend uns vorstellen dürfen. Die Ursache der Anpassung ist zunächst in dem *Vortheile* zu suchen, welcher durch die betreffende Veränderung dem Organismus zu Theil wird. Der Organismus beherrscht aber auch durch die Anpassung seine Umgebung resp. die Außenwelt, macht sie sich dienstbar, nachdem er sich selbst ihr gefügt hat. So zeigt sich hier eine innige Wechselwirkung.

Die *Anpassungsfähigkeit* ergiebt sich als eine individuell verschiedene, und äußert sich auch verschieden nach den äußeren Verhältnissen. Der Organismus, welcher sich den gegebenen Bedingungen vollständiger angepasst hat, als ein anderer, wird gegen diesen in Vortheil kommen. Daraus entsteht ein *Wettbewerb*

unter den Organismen, welcher zur Erhaltung des einen, unter günstigeren Bedingungen existirenden, beiträgt, während er zum Untergange des anderen gegen jenen im Nachtheile sich befindenden führt.

Diese aus der Anpassung entspringende Erscheinung betrifft sowohl die Individuen, als auch durch diese wiederum die Art, und so fortgesetzt weitere Abtheilungen. Es ist der die Leistungen steigernde *Kampf ums Dasein* (DARWIN), in welchem die der Anpassung Unfähigen erliegen, während jene, welche sich ihr unterziehen, fortbestehen, und im ferneren Erwerb neuer Zustände auf höhere Stufen gelangen.

Die Anpassung erscheint so als ein großes, den Organismus in stetige Umwandlung ziehendes und ihn damit veränderndes Princip, welches sich am ausgebildeten Organismus während der selbständigen Existenz äußert. Der Begriff des ausgebildeten Organismus ist also nur durch seine Beziehung auf zurückliegende Zustände motivirt, denn da der Organismus immer noch durch neue Anpassungen zu gewinnen hat, bezeichnet jener Ausdruck vielmehr nur eine Phase in dem Erscheinen des Gesammtorganismus.

Die aus Einwirkungen der Außenwelt entspringenden Veränderungen des Organismus werden zwar zunächst von dessen Oberfläche empfangen, aber sie kommen ebenso durch die Wechselbeziehung der Organe auch an der inneren Organisation zur Geltung, und mit der Complication des Körpers kommt es zu einer directen Einwirkung auf die innere Organisation. Dafür bietet z. B. das Darmsystem zahlreiche Beispiele. Bei jener Bedeutung der Außenwelt für den Organismus ist daher die Gesammtorganisation in steter Mitleidenschaft anzusehen.

Ausbildung und Rückbildung.

Rudimentäre Organe.

§ 4.

Die durch Anpassung vom Organismus erworbenen Zustände ergeben sich für denselben nach dem Vorbemerkten als Vortheile, durch welche er seine Functionen besser als andere vollzieht. Wir haben das als einen höheren Zustand dem anderen niederen gegenüber bezeichnet. Die Anpassung hebt also den Organismus zugleich auf eine höhere Stufe, indem sie seine Organe je ihren Leistungen geeigneter macht. Diese Vorgänge an den Organen, die ebenso am Gesammtorganismus sich darstellen, bezeichnen wir als *Ausbildung*. Wie die Anpassung von der Function beherrscht wird, so ist es auch ihr Ergebnis, die Ausbildung der Organe ist also eine *Vervollkommnung* des Organismus.

Die Ausbildung zeigt sich sowohl quantitativ als qualitativ. In ersterer Beziehung erscheint sie im vermehrten Volum des Organs, während sie qualitativ in der Structur des Organs sich kund giebt. Beiden kann eine gesteigerte Leistung zu Grunde liegen, aber im ersten Falle bleibt die Leistung qualitativ dieselbe, während sie im anderen Falle verändert ist, indem sie in verschiedene, *in ihrer Summe* der ursprünglichen entsprechende Functionen zerfiel. Endlich kann die Ausbildung auch dadurch entstehen, dass einem Organe von Seite anderer ein

functioneller Zuwachs oder eine Erhöhung seiner Leistung erfolgt, womit auch ein morphologischer Anschluss des einen an die anderen stattfinden kann. Das nun in den Dienst eines anderen getretene Organ stellt dann dessen *Hilfsorgan* vor.

Nicht sämmtlichen Organen des Körpers wird die Ausbildung gleichmäßig zu Theil. Sie zeigt sich bald an dem einen, bald an dem anderen auf einer bedeutenderen Höhe, und lässt dabei manche auf einer niederen Stufe, immer den Functionen gemäß, welcher der Organismus für seine Existenz bedarf. Aus diesem verschiedenen Maße der Ausbildung der Organe entspringt ein großer Theil der Mannigfaltigkeit der Organisation.

Wie wir die Ausbildung von physiologischen Factoren abhängig erkannten, so wird von solchen auch die entgegengesetzte Erscheinung geleitet. Sie äußert sich in der *Rückbildung*, Reduction. Nicht alles auf dem Wege der Anpassung Erworbene bleibt dem Organismus bewahrt; während ein Theil jener Errungenschaft, dem Organismus dienstbar, durch Ausbildung sich vervollkommnet, verliert ein anderer seinen ursprünglichen Werth. Entweder haben andere Einrichtungen jenem die Leistung entzogen, indem sie dieselbe selbst übernahmen, oder sie ist nicht mehr dem Organismus nützlich und unterbleibt. Auch hier ist wieder die *Anpassung* im Spiele, indem sie unter Einwirkung neuer Bedingungen den Werth einer Function mindert und schließlich dieselbe unterdrückt. Es geht also die Veränderung nicht unmittelbar vom Organe aus, sondern wird ihm vermittelt wiederum durch außerhalb von ihm wirkende Ursachen, und *der Wettbewerb findet auch hier sein Gebiet*. Ein Organismus, in welchem gewisse Functionen ihre Bedeutung verloren, befindet sich, wenn diese völlig aufhören, im Vortheile gegen andere Organismen, in welchen sie bewahrt bleiben. Der Verlust wird zum Gewinn.

Mit dem allmählichen Aufhören der Leistung tritt das Organ den Weg der Rückbildung an, welcher mit dem nöthigen Verluste der Function das Verschwinden des Organs zum Endziele hat. Wir kennen zahlreiche auf jenem Wege sich befindende Organe, in welchen die Rückbildung in den verschiedensten Graden sich ausspricht. Solche r u d i m e n t ä r e O r g a n e sind von großer morphologischer Bedeutung. Indem die Rückbildung eine Ausbildung voraussetzt, sind die rudimentären Organe wichtige Zeugnisse einer vorausgegangenen anderen Organisation. Sie lehren einen Zustand des Organismus kennen, der nicht mehr an ihm ausgebildet besteht, der aber, an Anderen erhalten, zur Verknüpfung mit diesen durch die Vergleichung bedeutsame Dienste leistet. Die principielle Verschiedenheit physiologischer und morphologischer Betrachtung kommt in der Lehre von den rudimentären Organen zu prägnantem Ausdruck. Ein physiologisch bedeutungsloses Organ wird zu einem wichtigen morphologischen Kriterium der betreffenden Organisation, die dadurch mit anderen in Zusammenhang tritt. Außer der Volumsminderung, die in ihrer Fortsetzung zum Verschwinden führt, erscheint dabei auch eine zeitliche Veränderung ihres Auftretens. Diese ist doppelter Art. Einmal setzt das sich mindernde Organ vor die seinem ausgebildeten Zustande entsprechende Periode, kommt immer früher zur Sonderung, bis es endlich gar nicht mehr zur Sonderung gelangt. In anderen Fällen bietet es eine Verzögerung, die zu dem-

selben Ergebnisse führt. Nicht immer ist das völlige Verschwinden eines rudimentären Organs das Resultat der Rückbildung. Manche werden nach dem Verluste ihrer ursprünglichen Function zu Trägern einer neuen, und schlagen dann den Weg der Rückbildung ein, auf welchem sie zu neuen, vom ersten Zustande weit abliegenden Umgestaltungen gelangen können.

Wie die allmähliche Entstehung und die Ausbildung der Organe nur successive geschieht, im langsamen, in den extremeren Stadien erkennbarem Fortschritt, so ist auch der Rückbildungsprocess der Organe auf einen langen Weg angewiesen, von welchem er im Einzelorganismus nur sehr kurze Strecken durchläuft. Die die Function zum Aufhören führenden Instanzen, die aus inneren Anpassungen hervorgehen, sind wie letztere selbst, nur in langsamer aber stetiger Wirkung. Wenn ein Organ auch lange nach dem Verluste seiner ursprünglichen Function, wenn auch als Rudiment fortbesteht, so bezeugt das nur, wie die organischen Processe nichts weniger als durch Kataklysmen sich vollziehen.

Durch die Rückbildung von Organen ist keineswegs absolut ein Herabsinken des Organismus auf eine tiefere Stufe bedingt. Auch rudimentäre Organe entstehen auf dem Wege der Vervollkommnung des Organismus, indem mit ihrem Austritt aus dem leistungsfähigen Zustande die Ausbildung an anderen Organen bedingt wird. Die Rückbildung einzelner Organe wird dadurch für die Ausbildung anderer zu einem mächtigen Factor, und indem der Körper neben ausgebildeten Organen auch rückgebildete umfasst, wird die Gesammtorganisation von Neuem vermannigfacht.

Die Ausdehnung der regressiven Veränderung des Organismus zeigt sich in vielerlei Graden. Mit Theilen von Organen kann sie ganze Organe betreffen, auch Organsysteme, vereinzelt oder mehrfach, und dadurch eine Umprägung des gesammten Organismus bewirken, in welchem die Ausbildung anderer Organe nicht immer gleichen Schritt hält. In solchen im Bereiche niederer Thiere häufig bestehenden Fällen tritt die Gesammtorganisation auf eine niedere Stufe, auf welcher sie jedoch immer noch die sie mit anderen nicht in dieser Weise reducirten Formen verknüpfenden Einrichtungen beibehält. Die Reduction ist also auch hier nur eine relative.

Die Lehre von den *rudimentären Organen* bildet nach dem oben Dargelegten einen wichtigen Bestandtheil der Grundlagen für die vergleichende Anatomie. Desshalb ist es nöthig, jenen Vorstellungen, welche sie beeinträchtigen könnten, zu begegnen. Wenn das Organ nur durch seine Function existirt und ein Organ ohne Function undenkbar ist, so ist daraus ein Einwand gegen jene Organe, die wir rudimentäre nennen, zu gewinnen. Hierbei hat man jedoch zu erwägen, dass jedes Organ *außer der bestimmten Function* noch zahlreiche andere Beziehungen zum Organismus besitzt, dem es angehört, und diese aus der Lage der Verbindung und manchen anderen Verhältnissen entspringenden Beziehungen sind mit dem Sistiren der Hauptfunction nicht verloren gegangen. Sie können noch als Functionen niederer Art gelten, jedenfalls anderer, als die ursprüngliche war. So wenig ein dauernd gelähmter Muskel mit dem Aufhören seiner doch in Bewegung sich äußernden Function sofort *verschwindet*, wenn jener Zustand eintrat, ebenso wenig wird man von einem anderen Organe den plötzlichen Untergang erwarten dürfen, wenn es nicht mehr fungirt.

Correlation der Organe.

§ 5.

Die Veränderung der Organe bedingt in den durch die ihnen zu Grunde liegenden Causalmomente eine neue Erscheinungsreihe. Aus dem Begriffe des Lebens als der harmonischen Äußerung einer Summe gesetzmäßig sich bedingender Erscheinungen geht hervor, dass keine Thätigkeit eines Organs in Wirklichkeit *für sich* bestehend gedacht werden kann. Jegliche Art von Verrichtung im Organismus setzt andere Verrichtungen voraus, und so muss, wenn diese Verrichtungen an bestimmte Körpertheile, an Organe geknüpft sind, auch jedes Organ innige Beziehungen zu den übrigen besitzen und wird von ihnen mehr oder minder abhängig sein. Jede Bewegung eines Muskels setzt die Existenz eines Nerven voraus. Für beide Organe ist wieder das Bestehen eines nutritorischen Apparates Voraussetzung. So tritt eine Function mit einer andern anscheinend fremden in nächste Beziehung. Dieses als *Correlation* (CUVIER) bezeichnete Verhalten bahnt uns einen neuen Weg zu einer richtigen Auffassung des Organismus. Vor Allem stellt sich hier obenan die Würdigung desselben als eines individuellen Ganzen, das ebenso durch seine Theile bedingt ist, wie ein Theil den andern voraussetzt. Die Correlation ist eben darum ein nothwendiger Ausfluss dieser Auffassung.

Sowohl die Einrichtungen im Großen, als auch die anscheinend untergeordneteren Zustände der Organisation zeigen ihre Wechselbeziehung zu einander, und eine an einem Organsysteme gesetzte Veränderung ruft gleichzeitig an einer verschieden großen Anzahl anderer Apparate Modificationen hervor. Diese sind also *Anpassungen* an Veränderungen, die wieder aus Anpassungen hervorgegangen sind. Sie sind jedoch secundärer Natur, während jene andern die primären vorstellen, deren Quelle die Außenwelt bildet. Die Correlation vollzieht sich *durch im Organismus selbst liegende Factoren,* sie kann dadurch als *innere Anpassung* der anderen oben betrachteten entgegengesetzt werden, wenn sie auch eng mit ihr zusammenhängt.

Man kann diese Wechselbeziehung oder Correlation in *nähere* und *entferntere* theilen, davon die erstere an einem Organsystem oder den damit functionell zusammenhängenden anderen Organsystemen sich äußert, indess die letztere an den functionell weiter abstehenden Organen zur Erscheinung kommt. Auch die Beurtheilung der Correlation leiten wesentlich physiologische Principien, es ist daher zu ihrer Erkenntnis die Kenntnis der Leistungen der einzelnen Organe oder die Schätzung ihres Werthes für die Ökonomie des Thierleibes unerlässlich.

Die Correlation äußert sich sowohl in der Form als auch dem Volum der Organe, in deren Lage und Zahl, in deren Ausbildung und Rückbildung, so dass alle Instanzen des Verhaltens der Organe bei ihr in Betracht kommen können. —

Die *Anpassungen* in ihrer mannigfaltigen Erscheinungsweise, obwohl auf *physiologischen* Processen beruhend, waren bis jetzt nur in geringstem Maße Gegenstand physiologischer Untersuchung. Die Physiologie hat sie bisher einfach ignorirt. Es liegt dadurch in jenen Vorgängen noch ein weites, unbekannt gebliebenes Feld vor, von dessen künftiger Bestellung ein reicher wissenschaftlicher Ertrag zu erwarten steht.

Wenn uns bis jetzt für die Anpassungen die präcise Bestimmung der dabei wirksamen Einzelfactoren, die Analyse des ganzen, jeweils in den Veränderungen auftretenden Processes abgeht, so liegt der Grund dafür in jener Abstinenz der Physiologie, welche hier mit der Morphologie Hand in Hand zu gehen hätte. Die ungenügende Erkenntnis der Anpassungen ist also kein die Morphologie treffender Vorwurf.

Differenzirung.

§ 6.

Durch die in der Anpassung gefundenen Veränderungen werden am Körper bestimmte Theile verschieden von anderen; sie sondern sich, und diesen Vorgang bezeichnen wir als Differenzirung. Mit diesem Begriffe fassen wir alle jene Processe zusammen, welche am Organismus aus der Anpassung hervortreten. Der Zustand der Sonderung, mag er auf Ausbildung oder Rückbildung beruhen, setzt sich dann den anderen vorher bestehenden, in welchen jene Sonderung oder Differenzirung noch nicht Platz gegriffen hatte, gegenüber, und dieser erscheint dabei als Zustand der *Indifferenz*.

Auch die Differenzirung knüpft an physiologische Vorgänge an. Wenn jeder, auch der einfachste Organismus, der im Zustande der Indifferenz sich befindet, eine gewisse Summe von Lebenserscheinungen äußert, die auf ebenso vielen Verrichtungen oder Functionen beruhen, so werden diese anfänglich vom gesammten Organismus vollzogen und jeder Theil desselben ist mehr oder minder gleichmäßig an der Leistung jener Vorgänge betheiligt. Ändert sich dieses Verhältnis dahin, dass gewisse Verrichtungen nur von bestimmten Theilen vollzogen werden, *localisirten sich somit die Functionen*, so geht daraus eben die Differenzirung des Körpers hervor und es entstehen räumlich abgegrenzte Theile des Körpers als Organe. Diese vollziehen nun die anfänglich vom gesammten indifferenten Körper geleisteten Functionen. Die in letzteren ausgesprochene physiologische Arbeit hat sich auf different gewordene Organe vertheilt. Die Differenzirung beruht somit auf einer Arbeitstheilung. Diese ist das große organbildende Princip, welches der Anpassung zu Grunde liegt und den Organismus zu höheren Stufen führt. Wie bei jeder Arbeitstheilung wird der die einzelne Leistung verrichtende Theil dieser Leistung gemäß verändert, indem er sich ihr anpasst, und dadurch vollzieht er sie in dem Grade vollkommener, als er ausschließlich dazu dient. So gewinnen die mit einer übernommenen Leistung sich zu Organen gestaltenden Theile des Körpers immer mehr ein bestimmtes Gepräge und zeigen sich von anderen schärfer gesondert. Durch die gemäß der Function, welche die differenzirten Organe leisten, entstandene Umgestaltung der Organe steigt der Werth dieser Leistung. Darauf gründet sich für den Organismus eine durch dessen Ausbildung entstehende *Vervollkommnung*, die somit auf der Arbeitstheilung beruht.

Die Arbeitstheilung und damit auch ihre morphologische Erscheinung als Differenzirung ist nicht bloß eine *qualitative*, indem die auf jenem Boden entstandenen Organe nach ihrer Function verschieden sind. Sie kann auch eine *quantitative* sein, indem eine und dieselbe Leistung an verschiedene Körpertheile geknüpft ist,

so dass diese Wiederholungen eines und desselben Organs vorstellen. Jede physiologische Function kann sich qualitativ wieder in zahlreiche Unterfunctionen spalten, durch deren Localisirung wieder neue Organe hervorgehen. Daraus entstehen die *Organsysteme*, in denen einer größeren einheitlichen Function dienende Organe vereinigt sind. Das sie ursprünglich darstellende einheitliche Organ repräsentirt den aus ihm entstandenen mehrfachen Organen gegenüber ein *Primitivorgan*. So wird das Princip der Arbeitstheilung die Grundlage größter Mannigfaltigkeit in der Organisation, und alle morphologischen Erscheinungen stehen mit ihm und der von ihm hervorgehenden Differenzirung in näherem oder entfernterem Zusammenhange.

Wie die Differenzirung mit der Ausbildung des Organismus verknüpft ist, so ist sie es auch mit der *Rückbildung*. Das Product der Rückbildung, das rudimentäre Organ, geht gleichfalls aus einer Differenzirung hervor, in so fern dadurch dem Organismus eine Neugestaltung zu Theil wird. Die Differenzirung äußert sich damit am *Gesammtorganismus*, indem er durch den Besitz rudimentärer Organe sich von anderen, die diese nicht rückgebildet zeigen, unterscheidet. So gestaltet sich die Differenzirung zu einer im weitesten Umfange sich geltend machenden Erscheinung.

Indem aus der Differenzirung die Mannigfaltigkeit der Organisation entspringt, erscheint sie als *divergente Entwickelung*, und diese bildet die Regel. Es kommt jedoch nicht immer zu völlig differenten Zuständen der Organe, und Fälle bestehen, in denen, von sehr verschiedenen Ausgangspunkten aus, einander ähnliche Einrichtungen hervorgehen. Diese sind dann die Producte einer *Convergenz* der Entwickelung. In vielen Fällen ist es schwer zu entscheiden, ob die Gleichartigkeit des Productes wirklich aus Divergenz entstand, besonders da, wo die Anfangszustände nicht völlig klar liegen, oder wo die Producte nicht in allen ihren Beziehungen genau bekannt sind. Jedenfalls empfiehlt sich in der Beurtheilung convergent erscheinender Zustände die größte Vorsicht.

Functionsänderung.

§ 7.

In der Ausbildung wie in der Rückbildung der Organe haben wir einen von der Differenzirung beherrschten Process gesehen, welchem physiologische Factoren zu Grunde lagen, indem die Function der Organe sich änderte. Ein Organ, welches eine bestimmte Leistung vollzog, und mit der Theilung dieser Leistung in Unterverrichtungen sich in diesen gemäße einzelne Organe gesondert hat, entspricht an keinem seiner Theile vollkommen dem ursprünglichen Zustande. Wenn vom primitiven Darme, von welchem die Wandflächen eine Abscheidung der Verdauung dienender Secrete wie die Aufnahme verdauten Materials besorgen, die Sonderung ausschließlich jener Secretion dienender Organe, Drüsen, hervorging, so ist die übrig gebliebene Darmfläche, dadurch, dass sie einen Theil ihrer Function abgab, verändert worden. Solche überall mit der Differenzirung verknüpften Veränderungen bewegen sich aber nur innerhalb einer Hauptfunction, und dadurch unter-

scheiden sie sich von einem anderen Vorgange, welcher uns Organe durch die Anpassung an gänzlich neue Verrichtungen in Umgestaltung zeigt. Die ursprüngliche Function wird dabei mehr oder minder aufgegeben, oder kann auch vollständig verloren gehen. Das Organ ordnet sich unter eine andere Organkategorie. Beispiele bieten die Gliedmaßen der Arthropoden, von denen ein Theil, in der Nähe der Mundöffnung, der Locomotion sich entfremdet, indem er in den Dienst der Nahrungsaufnahme tritt. Unter den Vertebraten werden wir in nicht wenigen Fällen solchen Veränderungen begegnen.

Dieser Wechsel der Function ist jedoch kein unbegrenzter. Er findet seine Schranke in dem functionellen Werthe der Organe. Je höher dieser dem Organismus ist, desto sicherer bleibt das Organ in seiner Function erhalten. Das Maß des Werthes steht aber wieder mit der Exclusivität der Verrichtung im Verhältnis. Der Werth mindert sich, wenn andere Körpertheile die gleiche Leistung übernehmen. Das Nervensystem bewahrt seine Leistung, die von keinem anderen Organe übernommen wird, und eben so wenig sistiren kann. In der Regel sind die neuen, von einem Organe übernommenen Functionen nur *Hilfsleistungen*, die einem anderen, dem Hauptorgane, zu Gute kommen. Diese die Mehrzahl bildenden Fälle bewirken wieder einen großen Theil der Complication des Organismus. Auf der anderen Seite begegnen wir aber auch Umbildungen von Organen zu functionell neuen Einrichtungen, denen eine wesentliche Leistung zukommen kann. Die Erscheinung der Functionsänderung tritt allmählich auf, langsam aber stetig vor sich gehende Processe leiten sie ein und führen sie zu Ende.

Die Erhaltung der Organisation.

Vererbung.

§ 8.

Das auf dem Wege der Anpassung im Kampfe ums Dasein vom Organismus Erworbene geht mit dem Tode desselben nicht verloren, denn es setzt sich auf dessen Nachkommen fort, und gelangt in deren Organisation zum deutlichen Ausdruck. Diese Erhaltung der elterlichen Organisation in der Nachkommenschaft bezeichnen wir als Vererbung, welche somit die Äußerung einer Erblichkeit ist. Die Vererbung ist das erhaltende, das conservative Princip, welches mit dem verändernden der Anpassung die Gestaltung der Organismenwelt beherrscht, indem durch beide die mannigfaltigsten von jenen ableitbaren Organisationsverhältnisse zur Erscheinung kommen.

Die Thatsache der Vererbung als einer Übertragung elterlicher Eigenschaften auf die Nachkommen erweist sich wie in dem äußerlichen Befunde des Körpers so auch durch die Anatomie, sie wird ferner begründet durch künstliche Züchtung. Dennoch ward bald gegen das Bestehen einer Vererbung, bald gegen deren Bedeutung Einspruch erhoben. Jene Übereinstimmung der Organisation der Nachkommen mit jener der Eltern soll nicht durch Vererbung, sondern durch die

Wirkung bestimmter physikalischer Potenzen in physiologischen »Wachsthumsgesetzen«, oder in engerer Auffassung durch einen »inneren Fortschrittstrieb« zur Entstehung kommen! Man muss dann aber fragen, woher es komme, dass jene als wirksam angenommene Potenzen, deren Existenz Niemand leugnet, alle jene Spannkräfte, Druck- und Zugwirkungen, kurz der ganze bei der Herstellung der gleichen Organisation wirkende Apparat, derselbe ist, wie er im elterlichen Organismus thätig war? Jene Substitutionen für den Vererbungsbegriff sind also im besten Falle Umschreibungen, und zwar unvollkommener Art, denn sie können ihn nicht ersetzen, sind vielmehr selbst der Voraussetzung des Übertragenseins, (d. h. der Vererbung) bedürftig, wenn sie die Wiederholung der gleichen Einrichtungen zum Verständnisse bringen wollen. Wir sehen also in der Vererbung das Resultat von Einzelvorgängen im Organismus, durch welche er sich in einer bestimmten, die elterliche Organisation wiederholenden Art gestaltet.

Die causalen Momente für diese Wiederholung liegen in der Fortpflanzung. Indem der neue Organismus einem Theile des elterlichen entstammt, wird es begreiflich, dass er damit auch Eigenschaften der elterlichen übernommen hat. Jener Theil des elterlichen Organismus, der Keim für den jungen, ist das Ei, ein Bestandtheil des mütterlichen Körpers, bei der Befruchtung wieder von einem Bestandtheile des väterlichen durchsetzt. Von beiden stammen die Eigenschaften des neuen Organismus, die in der Vererbung sich kund geben.

Wenn von da bis zum ausgebildeten Körper noch ein langer und ereignisvoller Weg ist, der uns das Verständnis dafür, dass schließlich eine Wiederholung der Organisation erzielt wird, erschweren kann, so bietet sich ein kürzerer bei der Prüfung der einfachsten Zustände. Die sexuelle Fortpflanzung leitet sich bekanntlich von einer ungeschlechtlichen ab, mit der sie bei niederen Organismen durch eine fast continuirliche Reihe von Übergangszuständen in Zusammenhang steht. Hier sehen wir endlich in der einfachsten Art der Fortpflanzung, durch Theilung des Organismus, auch die Übertragung der Eigenschaften des elterlichen Organismus auf den jungen in der directesten Weise, denn der junge ist nur ein Theilstück des alten, welcher alle Eigenschaften, etwa bis auf das noch zu erwerbende größere Volum, vom elterlichen Organismus übernommen hat. Wenn wir hier die Wiederholung, da sie eine directe materielle Fortsetzung vorstellt, nicht beanstanden können, so begründet sich darauf auch die Vererbung. Das aus dem elterlichen Organismus in den jungen sich fortsetzende Theilstück bleibt mit der Zunahme der Complication des elterlichen Organismus als Ei auf derselben niederen Stufe, auf welcher wir es in jenem niederen Zustande sahen, von welchem wir ausgingen. Es ist aber nicht das *Maß* der übertragenen Eigenschaften ein verschiedenes. In beiden Fällen übernimmt der neue Organismus mit dem Materiale den ganzen Betrag. Aber im ersteren Falle kommen die übertragenen Eigenschaften sofort zum Ausdruck, während sie im letzteren erst successive sich darstellen, aber in ihren Bedingungen schon vorher (potentia) vorhanden sind. Dieses ist die Vererbung.

Sind jene ererbten, nicht sofort erscheinenden Eigenschaften nur wenige, wie wir es bei vielen niedersten Organismen antreffen, oder ist es vielleicht nur eine einzige, so werden wir für deren Erscheinen doch kein anderes Causalmoment annehmen dürfen, als in jenem Falle, in welchem der Organismus durch Theilung neue hervorgehen ließ. Auch hier ist ja der neue nicht sofort dem elterlichen gleich, er hat noch sein Volum zu vermehren, zu wachsen. Wie er hier eine einzige über-

tragene Eigenschaft successive entfaltet, ohne dass wir darin etwas besonderer Erklärung Bedürftiges erblickten, so kommen dort noch einige andere Eigenschaften hinzu, für deren Erscheinen wir die Ursache doch wieder in nichts Anderem suchen können, als in dem materiellen Substrate. Wie dieses zuerst nur das Wachsthum vom elterlichen Organismus übernommen, wir können sogar sagen: ererbt hat, so bringt es noch andere Eigenschaften hervor, wenn diese am elterlichen Organismus bestanden. Durch die Anknüpfung der Vererbung an solch niedere Zustände ist die Erscheinung auch in ihrer complicirteren Form auf das Material zurückzuführen, von welchem sie ihren Ausgang nimmt.

Über die Vererbungsgesetze siehe HAECKEL, Generelle Morphologie. Bd. 2.

Gegnerische Anschauungen siehe besonders bei HIS, Unsere Körperform. Leipzig. 1870; zum Theil gehören auch die Schriften von WEISMANN u. A. hierher.

Entwickelung des Individuums. Ontogenie.

§ 9.

Die Reihenfolge von Zuständen, welche der neue individuelle Organismus vor seiner Ausbildung wahrnehmen lässt, bezeichnet dessen *Entwickelung* oder *Ontogenese*. Er bringt damit das ihm durch die Vererbung Überkommene zum Ausdrucke, den Erwerb, welcher den Vorfahren während ihres Lebens durch Anpassung ward. Für die einfachsten Lebensformen, etwa jene, die sich durch Theilung ihres Körpers vermehren, besteht noch keine Entwickelung, wenn man nicht die Volumszunahme als einen Anfang derselben auffassen will. Was der Organismus an sich trägt, übergiebt er den Theilungsproducten, die nur durch Wachsthum ihr Volum vermehren. Kommt durch Anpassung die Entstehung und Ausbildung von Organen hinzu, so beginnt die Entwickelung, indem diese erworbenen Zustände nach und nach durch Differenzirung sich darstellen. Der sich entwickelnde Organismus durchläuft damit verschiedene *Stadien*. Was die ältesten seiner Vorfahren erworben hatten, tritt am frühesten auf. Der Erwerb späterer Geschlechter kommt später zum Vorscheine, am spätesten das, was in den letzten Generationsreihen dem Organismus hinzukam.

Der Gang der Entwickelung ist ein kurzer, wo wenig von den Ahnen erworben war und demgemäß das Erbtheil gering sich gestaltete. Er verlängert sich nach Maßgabe des Zuwachses von zu vererbenden Eigenschaften, d. h. mit der allmählichen Complication des Körpers der Vorfahren. Der niederste Zustand ist aber auch da noch im Eie vorhanden und bleibt auch in den ersten Vorgängen an demselben, in dessen Theilungsprocess, erkennbar. Der Organismus wiederholt also in der Entwickelung Organisationszustände seiner Vorfahren, die anders organisirt waren, und leitet dieselben successive in jene über, welche denen der nächsten Vorfahren entsprechen. Diese Wiederholung oder *Palingenese* giebt somit ein Bild von Zuständen, durch welche der sich entwickelnde Organismus hindurchgeht, wie die Reihe seiner Vorfahren sie allmählich durchlaufen hatte, jede in dem Maße des ihm überkommenen Erbtheils. Es liegt also in der Entwickelung eine Äußerung der Vererbung.

Zwischen jenem Erwerb von Eigenschaften durch die Vorfahren und der

Palingenese derselben in der Entwickelung des Individuums besteht aber eine bedeutende Verschiedenheit. Sie liegt in den zeitlichen Verhältnissen; während dort durch unzählige Generationen beiderseits eine allmähliche Umgestaltung der Organisation in unendlich langen Zeiträumen stattfindet, vollzieht sich die Palingenese dieser Umgestaltung in der Ontogenie in relativ sehr kurzer Frist. Das eine wie das andere bildet eine gleich großartige Erscheinung, die wir in einem Falle zu erschließen, im anderen direct wahrzunehmen im Stande sind.

Die Ontogenese ergiebt sich also als eine *Recapitulation* der vom Organismus früher durchlaufenen Zustände. Diese finden sich zeitlich zusammengedrängt, auch räumlich, so dass sie nur die Grundzüge dessen darstellen, was in der Vorfahrenreihe an Um- und Neugestaltung des Organismus, die Phylogenese bildend, sich ereignet hat.

Diese Vorgänge imponiren am meisten in den frühesten Stadien, da der Organismus während derselben dem späteren Zustande noch am fernsten steht. Daher nimmt man die Ontogenese zeitlich auf jene Zustände beschränkt an, in welchen noch in die Augen springende Veränderungen am Organismus sich zutragen. Diese Annahme ist willkürlich, denn auch dann, wenn der Organismus als »ausgebildet« gilt, ist er noch Veränderungen unterworfen, er gewinnt und verliert, und so setzt sich die Ontogenese in allmählichem Niedergange auch auf jene als ausgebildet angenommene Periode fort (*postembryonale Entwickelung*). Beide Zustände sind aber doch aus einander zu halten, denn im ersten spielen sich die Vorgänge wesentlich an den überkommenen Einrichtungen ab, während im zweiten noch neue erworben werden, deren erste Anfänge in den folgenden Generationen eine successive Weiterbildung erfahren.

In dem zweiten Zustande liegen durch den dem Organismus freigegebenen Verkehr mit der Außenwelt die Bedingungen für Veränderungen, welch letztere im ersten Zustande nur auf recapitulirten Vorgängen beruhen. Bei dem Ausschluss von nicht auf Vererbung beruhenden causalen Instanzen wird auch keine in diesem Zustande stattfindende Neubildung anzunehmen sein. Jedenfalls sind alle großen Differenzirungen nicht ontogenetische Neubildungen, sondern solche, welche während des zweiten Zustandes erworben und dann vererbt wurden.

Die sogenannten »*Fötalorgane*« bilden keine Ausnahme von der Gesetzmäßigkeit jener Erscheinung. Diese sind gleichfalls aus Anpassungen hervorgegangen, für welche die Außenwelt den Anstoß giebt. Diese Außenwelt des sich entwickelnden Körpers besteht aber hier in der Umgebung des Eies, in seinen Hüllbildungen, oder in dem mütterlichen Organismus.

§ 10.

Die *Abkürzung* der phyletischen Entwickelung, wie sie in der ontogenetischen sich darstellt, lässt also in den Einrichtungen, indem sie dieselben nicht vollständig wiedergiebt, zusammengezogene oder vereinfachte Zustände erkennen, die in der Regel um so weiter von den entsprechenden, deren Wiederholung sie darstellen, sich entfernt zeigen, ihnen um so fremdartiger sind, je früher sie auftreten. Da nun diese Einrichtungen auch die älteren sind, haben sie die meisten Veränderungen erfahren, von denen ein Theil sich ontogenetisch nicht mehr wiederholt.

Für die ontogenetische Erhaltung ist sowohl das Maß *des functionellen Werthes*

der betreffenden Theile für den sich entwickelnden als auch der Werth für den ausgebildeten Organismus ein bestimmender Factor. Ererbte Einrichtungen bleiben während der Ontogenese länger und vollständiger bestehen, wenn sie schon hier zur Function gelangen, ebenso wenn sie zur Ausbildung des Körpers ihre Verwendung finden und damit in dauernde Zustände übergehen. Vielfach aber trifft sich ein *Überspringen* älterer Zustände, indem die Anlage eines Organs nicht der ursprünglichen älteren Form gemäß, sondern in einem dem neugebildeten Zustande entsprechenden zur Sonderung gelangt (*zusammengezogene Entwickelung*). Dann hat sich nur der letzte vom Organe erworbene Zustand wiederholt. In einander ganz nahe stehenden Thierformen kann die eine den primitiveren, die andere einen bereits der Ausbildung näher stehenden Befund eines Organs in dem gleichen Entwickelungsstadium zur Erscheinung kommen lassen.

Zu solchen Eigenthümlichkeiten gesellen sich aber noch frappantere Vorgänge, *zeitliche* und *örtliche Verschiebung*. Es entstehen Einrichtungen, welche in der Art, wie sie sich darstellen, gar nicht fungirt haben können, somit in dieser Form in der Vorfahrenreihe gar nicht denkbar sind. Sie verleihen dem sich entwickelnden Körper etwas Fremdartiges, wie sie selbst fremdartig sind. Die zeitliche Verschiebung (*Heterochronie*) zeigt das Organ oder Organsystem in seinem Auftreten außerhalb der Zeit, in welcher es mit anderen Einrichtuugen seine ursprüngliche Entstehung genommen hatte. Es kann früher auftreten als jenem Zeitpunkte gemäß wäre, unter beschleunigter Entwickelung (*ontogenetische Acceleration*, Hkl.), oder auch seiu Auftreten verspäten, unter verzögerter Entwickelung (*ontogenetische Retardation*, Hkl.). In beiden Fällen der Heterochronie kann in Bezug auf das Organ selbst wieder verkürzte Entwickelung, das Bild eines zusammengezogenen Zustandes, Platz greifen. Auch in Bezug auf die Örtlichkeit zeigen sich mehr oder minder bedeutende Verschiebungen, *Heterotopien* (Hkl.), welche zumeist mit den Verhältnissen in den Keimblättern in Zusammenhang stehen. Ein Organ, welches phyletisch als directe Sonderung eines bestimmten Keimblattes sich darstellt, kann aus einem Abkömmlinge jenes Keimblattes entstehen, und damit an einem anderen Orte seine Genese nehmen. Sowohl die Heterochronie als auch die Heterotopie ergiebt für die einzelnen Fälle verschiedene Stufen, und nicht selten sind dadurch Verknüpfungen der extremen Befunde nachweisbar geworden.

Während die bisher vorgeführten Fälle sich noch innerhalb des palingenetischen Rahmens befinden, in so fern es sich dabei stets um Organe handelt, welche die Vorfahren während ihres Lebens sich erworben hatten, bestehen noch zahlreiche Fälle, in welchen die Einrichtungen ihre Dauer ausschließlich auf die ontogenetische Lebensperiode beschränken, indem sie wesentlich der Erhaltung oder dem Schutze der sich entwickelnden Jungen dienstbar sind. Mit der selbständigen Existenz der letzteren verlieren sie ihre Bedeutung, und gehen damit zu Grunde. Die Entstehung solcher Gebilde (*Meletogenie*) ist von großer Bedeutung für den ontogenetischen Gang, den sie wirksam beeiuflusst, und ihm jene anderen Abweichungen vom palingenetischen Wege gestattet.

Meletogenetische Beispiele bietet die in der Thierreihe verbreitete Dotter-

bildung, die Entstehung des Amnion, wie überhaupt der sogenannten »Fruchthüllen« unter den Vertebraten. Aber auch diese Gebilde sind nichts absolut Neues, denn sie leiten sich alle, wenn auch auf großen Umwegen, von palingenetischen Befunden ab, in sofern ihre Anfänge in solchen sich finden.

Cänogenie.

§ 11.

Während der Ontogenese gelangt somit eine große Zahl von Erscheinungen zum Ausdrucke, welche zwar sämmtlich auf dem Boden der Palingenese entstehen, jedoch zu Vorgängen und Zuständen leiten, die der Palingenese mehr oder minder entfremdet sind. Wir fassen alle diese Vorgänge unter dem Begriffe der Cänogenie (Hkl.) zusammen. Das palingenetische Bild der Ontogenie ist also cänogenetisch verändert, um nicht zu sagen entstellt. Es kommt in ihm *Neues* zum Vorschein, welches nicht durch die Arbeit des Organismus die Vorfahren erworben haben. Beide Processe, der palingenetische und der cänogenetische, sind aufs innigste mit einander verknüpft, durchdringen sich wechselseitig, so dass sie von einander zu sondern oft schwer ist. Aber ein scharfes Kriterium besteht für sie, indem der eine, die Palingenese, in der Ererbung von dem ausgebildeten Zustande der Vorfahren seine Quelle besitzt, indess der andere, die Cänogenese, nur für die Dauer der Ontogenese bedeutsame Vorgänge bietet, welche nichts als den ersten Anfang mit der palingenetischen Entwicklung gemein zu haben scheinen. In Wirklichkeit sind aber auch noch bei cänogenetischen Befunden palingenetische Momente zu erkennen, wenn auch schwach und in feinen Nuancen, so dass es keineswegs leicht ist, sie wahrzunehmen.

Die Ursachen der zumeist außerordentlich complicirten cänogenetischen Zustände sind beim ersten Blicke dunkel. Sie klären sich aber auf durch die Berücksichtigung des functionellen Verhältnisses der bezüglichen Organe, sowie durch die Analyse der Gesammterscheinung in ihren einzelnen Stadien, und den Verfolg derselben zum phylogenetischen Ausgangspunkte zurück. Nicht minder wichtig für das Verständnis ist der Zustand des Gesammtorganismus in den cänogenetische Processe entfaltenden Stadien. In vielen Fällen erweisen sich die Causalmomente aus *Anpassungen* hervorgegangen. Solche erkennen wir in den Meletogenien. Diese treten auch bei der Heterochronie in den Vordergrund, indem sie zu erkennen giebt, dass ein Organ um so früher erscheint, je früher es in Function treten kann. Das trifft sich z. B. am Herzen und Gefäßsysteme, welches bei Vertebraten eine beschleunigte Entwickelung bietet. Es beginnt seine Function in einer Periode, welche alle anderen Organsysteme noch auf niederer Sonderungsstufe erscheinen lässt. Auch die verzögerte Entwickelung lässt das functionelle Moment erkennen. Ein Organ verspätet sich, wenn seine Leistung erst in einer späten Periode dem Organismus dienen kann. Beispiele bietet das Darmsystem, vor Allem das Gebiss der Mammalia. Damit sind jedoch nur die allgemeinen Gesichtspunkte für die Causalmomente angedeutet, im Specielleren walten viel complicirtere Verhältnisse, die bei jedem Einzelorgane sich auf den ganzen Organismus erstrecken.

Die Cänogenese zerstört das palingenetische Bild nicht vollständig. Wie zahlreich auch die sie zusammensetzenden Instanzen sein mögen, immer bleibt noch an Allen ein palingenetisches Merkmal, welches verstanden werden kann, sobald es phylogenetischem Urtheile zur Prüfung unterstellt wird. Wie die Unterscheidung der cänogenetischen Vorgänge von den palingenetischen eine wichtige Aufgabe der ontogenetischen Forschung bildet, so wird wiederum die Analyse der Cänogenien selbst zu einem neuen Erfordernis. Erst dann, wenn die ontogenetische Forschung zu einem Verständnis dieser Aufgaben gelangt sein wird, tritt der volle Werth der Ontogenese für die Phylogenese zur Geltung.

Die Zutheilung der *verkürzten Entwickelung* zur Cänogenie bedarf einer Erläuterung, denn beim ersten Blicke liegt ja nichts Fremdartiges in dem Vorgange, welcher einen Zustand seinem definitiven Verhalten näher gebracht hat. Wem *das Wesen der Ontogenie* fremd blieb, der wird darin nur Erwartetes erblicken. Das cänogenetische Moment liegt aber auch gar nicht *in dem Resultate* der verkürzten Entwickelung, sondern in dem *Ausfallen* der für jenes vorauszusetzenden palingenetischen Stadien.

Die aufgeführten Cänogenien könnten durch manche andere vermehrt werden. Wir haben uns auf jene beschränkt, die am klarsten vorliegen, da es vor Allem darauf ankam, das Bestehen der Cänogenie, welches von Vielen ignorirt, von Manchen in Abrede gestellt wird, hervorzuheben. Mit dem Aufsuchen und der Feststellung der cänogenetischen Processe und der Ermittelung der Ursachen derselben wird für die ontogenetische Forschung eine wichtige Aufgabe, mit deren Bearbeitung die Ontogenie erst zu ihrer wissenschaftlichen Ausgestaltung gelangt. Bis jetzt bestehen nur vereinzelte Anfänge dazu. A. Oppel, Vergleichung des Entwickelungsgrades der Organe zu verschiedenen Entwickelungszeiten bei Wirbelthieren. Jena, 1891.

Bedeutung der Ontogenie.

§ 12.

In der Ontogenese besitzt die vergleichende Anatomie eines der wichtigsten Hilfsmittel, in so fern die Palingenese Zeugnisse bietet für die Vorgeschichte der Organismen. Die Organe treten uns in jener in dem Sonderungsgange entgegen, und wir vermögen auch für manche uns nicht mehr lebend erhaltene Zustände Schlüsse zu ziehen. Für die aus der Vergleichung ausgebildeter Organismen gewonnenen Erfahrungen bietet die Ontogenese nicht nur Bestätigung, sondern auch Ergänzung. Dieser Werth der Ontogenie ist jedoch kein absoluter. *Die mit der Palingenese vermischte Cänogenie in ihren mannigfachen Erscheinungen beschränkt jenen Werth*, und lässt ihn nur als relativen anerkennen. Bei der Verwerthung der Ontogenese zu phylogenetischen Folgerungen bedarf es daher vor Allem der kritischen Sichtung, der scharfen Sonderung der palingenetischen und der cänogenetischen Instanzen. Wer die Ontogenese mit *allen* ihren Erscheinungen für palingenetische Schlüsse in Anspruch nimmt, geräth auf Irrwege, wie wir sie allerdings vielfach betreten finden. Die Nothwendigkeit kritischen Verhaltens muss klar werden, sobald man der Thatsache Beachtung schenkt, dass selbst ein und dasselbe Organ nicht bloß bei von einander entfernten Formen, sondern bei

einander nächst verwandten Gliedern kleinerer Abtheilungen einen differenten Entwickelungsmodus besitzt. Jedes derselben verweist scheinbar auf einen anderen zu Grunde liegenden Zustand, und doch kann nur ein einziger vorhanden gewesen sein!

Die hohe Bedeutung der Ontogenese wird nicht gemindert durch die Einschränkung, wie sie die Ausscheidung der Cänogenien erfordert. Jene Bedeutung kommt dann erst zur rechten Geltung, denn ohne jenes kritische Verfahren liefert die Ontogenese nur ein verworrenes palingenetisches Bild. Die Ausscheidung des Cänogenetischen ist durch das oben für die Cänogenese gegebene Kriterium bestimmt. Auch dadurch gewinnt die Ontogenie engste Beziehungen zur vergleichenden Anatomie, *denn diese liefert jenes Kriterium*, indem sie die am ausgebildeten Organismus realisirten Einrichtungen auch als Vergleichungsobjecte der Ontogenese darbietet. Die Deutung der ontogenetischen Erscheinungen erfordert somit ein volles Verständnis der *vergleichend-anatomischen Thatsachen. Diese sind hier die höhere Instanz*, da sie dem ausgebildeten seine Organe in ihrer vollen Function besitzenden Organismus entnommen sind. Der Werth eines Organs für den Organismus tritt hier in ganz anderer Weise hervor als auf dem ontogenetischen Wege, auf welchem die Mehrzahl der Organe längere Zeit hindurch nicht zu ihrer Thätigkeit gelangt. Das Organ findet sich nur, wenn es wirklich fungirt, in dem Zustande, in welchem seine Beschaffenheit aus der Leistung erklärbar wird. Der Umstand, dass ja von der Ontogenese allmählich die Ausbildung des Körpers erreicht wird, und dass ja von hier aus Rückschlüsse auf den sich entwickelnden Körper möglich sind, bietet keinen Einwand, vielmehr nur eine Bestätigung der Nothwendigkeit anatomischer Erfahrung, denn es ist doch nichts Anderes als diese, welche auch hier am ausgebildeten Körper gewonnen werden soll.

Wir statuiren also für die Ontogenie und die vergleichende Anatomie die Nothwendigkeit inniger Wechselbeziehung, die für beide fruchtbar wird. Die vergleichende Anatomie erfährt aus der Ontogenie einen Theil der Entstehungsgeschichte der Organe im Individuum und vermag dadurch ebenso zu schärferer Sonderung der verschiedenen Einrichtungen, wie zu deren engerer Verknüpfung zu gelangen. Die Ontogenie dagegen bedarf der vergleichenden Anatomie zur Prüfung und Trennung der palingenetischen und der cänogenetischen Processe, die in ihr vereinigt bestehen. Die eine oder die andere für sich liefert nur unvollständige Resultate, die auf Irrwege führen müssen.

Abgesehen von den cänogenetischen Momenten ist die Ontogenie, für sich und ohne Beziehungen betrachtet, *nur im Sinne der alten Teleologie erfassbar*. Sie zeigt Organe noch ohne Function, die *erst später* erlangt wird. Es ist aber hier nicht die Function, durch welche das Organ different wird, sondern es sind Vorgänge an den Formelementen, Vermehrung derselben und Verschiebungen aller Art etc., durch welche das Organ in die Erscheinung tritt. All' das dient nur dem Zwecke, welcher am Ende erfüllt wird, und dieser Zweck erscheint damit auch als Ursache oder wird doch als solche behandelt.

Daran wird durch die Auflösung jener Vorgänge in ihre Componenten nichts geändert, und wenn dieselben auch wieder auf eine Auslösung von Spannkräften

zurückgeführt und ihrem physikalischen Erklärungsversuche unterstellt sind, so entspringt aus dem Gesammtvorgange doch nur eine teleologische Vorstellung, denn Alles dient doch nur der Herstellung einer Function, die hier als Endergebnis sich darstellt. Das Organ entwickelt sich, um eine Leistung zu vollziehen, es ist da zum Zwecke seiner Function! Was man in der Naturforschung längst überwunden glaubte, versucht die neuere Behandlung der Ontogenese wieder einzuführen, und wenn sie auch jene teleologische Auffassung klar auszusprechen vermeidet, so giebt sich selbe doch überall kund. Am wunderbarsten aber ist, dass jene die Bedeutung der Function für die Entstehung der Organe ignorirende Forschungsweise sich mit Vorliebe eine »physiologische« nennt!

Diese teleologische Auffassung der Ontogenese schwindet bei der Berücksichtigung der Entstehung und Sonderung der Organe *durch* ihre physiologische Arbeit, wie es oben (§ 3) dargestellt ist. Aus dieser Arbeit, die wir Function des Organs heißen, entspringt der Erwerb des Körpers an Ausbildung seiner Organe, wie schon die ältesten der letzteren, die Primitivorgane, daraus hervorgingen. Die Function liegt also am Anfange und nicht am Ende der organologischen Differenzirung, das ist ein principieller Unterschied von größter Bedeutung. Sie ist an das Leben des Organismus im Kampfe ums Dasein geknüpft. Was sie da erwirbt, bleibt durch die Vererbung den Nachkommen erhalten und erscheint während der Ontogenese mehr oder minder cänogenetisch modificirt. Die Ontogenese überliefert also nur, und indem sie die dem Einzelorgane zukommende von ihm durch seine Thätigkeit bei den Vorfahren erlangte Function erst später wirksam werden lässt, gewinnt es den Anschein, als ob jene ontogenetisch entstände; in der That aber liegt darin nur eine Zusammenziehung der Einzelzustände, welche das Organ erst functionell durchlief, gewissermaßen eine *physiologische Cänogenese*, die der morphologischen parallel geht, und wie wir sie auf ihre Anfänge verfolgen, ergiebt sich die Function als der bildende Factor. Die Natur treibt kein Promessenspiel; sie bildet nichts, *damit* dasselbe etwa später etwas leiste; was sie entstehen lässt, ist von Anfang an an Arbeit geknüpft, wird durch diese errungen, und wenn auch die Ontogenese den Weg verbirgt, auf welchem die Errungenschaft entstand und sich summirte, so zeigt ihn doch die Phylogenese und entfernt damit den teleologischen Mantel, in welchen man erstere zu hüllen versucht.

Die Phylogenie und ihre Quellen.

§ 13.

Die verschiedenen Zustände, welche ein Organismus ontogenetisch durchläuft, haben wir als Wiederholungen betrachtet, indem sie die Grundzüge im ausgebildeten Organismus anderer Thiere realisirter Einrichtungen darstellen. Wir erschließen aus dieser Palingenese die Zustände, aus denen der Organismus sich allmählich gebildet hat, indem er im Laufe langer Zeiträume neue Einrichtungen durch Anpassung gewinnend, ältere dafür aufgebend, zu jener Stufe gelangte, die er gegenwärtig einnimmt. Was die Ontogenese von jenen älteren Einrichtungen uns berichtet, betrachten wir als Urkunden für dessen Abstammung; die Ontogenese liefert uns damit einen Auszug der *Stammesgeschichte* des Organismus oder der Phylogenese desselben.

Die phylogenetischen Vorstellungen, welche durch die selbst von ihren cänogenetischen Momenten befreite Ontogenese erzeugt, sind keineswegs vollkommener Art. Es tritt uns darin nicht das ganze, volle Bild des früheren Zustandes

entgegen, sondern nur die Umrisse desselben. Diese erhalten aber plastische Fülle durch die Vergleichung. Je umfassender diese in der Hand strengster Kritik zur Ausführung kommt, desto mehr sind wir in den Stand gesetzt, jenes phylogenetische Bild zu vervollständigen. Da es sich dabei um vollständige Organismen handelt, um die Erschließung einmal realisirt gewesener Zustände und nicht um bloße Schattengebilde, ist es nothwendig, selbst bei der Vergleichung eines einzelnen Organs die *gesammte Organisation* nicht aus dem Auge zu lassen. Nur diese sichert uns die Erkennung des Anschlusses, und leitet zu jenen postulirten Zuständen. Wenn bei den amnioten Wirbelthieren an der Wand der Kopfdarmhöhle Spaltenbildung erscheint, die wir durch die Vergleichung mit den Anamnia als Kiemenspalten betrachten, so schließen wir daraus, dass die Amnioten Zustände der Anamnia als Vorfahren besessen haben müssen. Mittels Kiemen athmende Thiere waren die Stammeltern der Amnioten, denn nur von solchen konnte jene Einrichtung ererbt sein. Gehen wir weiter in der näheren Bestimmung des Anschlusses, so bieten uns die Amphibien in dem bisweilen nur vorübergehend auftretenden Kiemenbesitze nähere Beziehungen zu den Amnioten als etwa die Fische dar; auch in der Ausbildung neuer Athmungsorgane, der Lungen, für welche bei Fischen wir Vorbilder besitzen, die des directen Anschlusses entbehren. Wir folgern daraus, dass den Amphibien ähnliche Einrichtungen im phyletischen Entwickelungsgange der Amnioten bestanden haben werden. Ein weiterer Schritt der Vergleichung, ein Suchen nach den Stammformen bei einzelnen Abtheilungen der lebenden Amphibien, führt uns zu Hindernissen. Jedes genauere Eindringen deckt uns Verschiedenheiten auf, und die Prüfung der Gesammtorganisation der Vergleichungsobjecte lehrt die Unmöglichkeit der Ableitung der Amnioten von jenen. So entsteht uns die Einsicht von der *Unvollständigkeit* auch der phylogenetischen Zeugnisse.

Indem die phylogenetische Betrachtung die palingenetischen Befunde der individuellen Entwickelung auf die *Vorfahren* bezieht, sie von solchen ableitend, umschließt sie zugleich die Vorstellung von dem Untergange der wirklichen Stammformen. Sie erwartet also keineswegs im Bereiche der noch lebenden Organismen solche zu finden, in welchen der Urzustand sich vollkommen und unverändert erhalten hätte. Ein mehr oder minder veränderter Zustand liegt überall vor, auch da, wo Vieles noch in solchen Befunden sich zeigt, welche transitorischen Einrichtungen der Ontogenese entsprechen. Durch dieses *Lückenhafte* der *Urkunden* wird die phylogenetische Aufgabe nicht wenig erschwert und gehemmt. Sie wird aber dadurch nicht illusorisch, denn es vermag die kritische Prüfung der ontogenetischen Thatsachen jene Lücken zu füllen, indem sie Zustände *als nothwendig* vorausgegangene darthut, wenn solche auch nicht mehr in der Periode der Gegenwart existiren.

Was von Reihen nicht mehr lebender Thierformen durch die *Paläontologie* ans Tageslicht kam, bestätigt nur den phylogenetischen Zusammenhang lebender mit untergegangenen Formen, und für nicht wenige ist in paläontologischen Entwickelungsreihen ein directer Anschluss erkannt. Das fällt für die Beurtheilung

des Zeugniswerthes der Paläontologie für die Phylogenie um so schwerer ins Gewicht, als nur ein sehr geringer Theil der Erde der paläontologischen Forschung zugängig ist, und überhaupt nur Organismen mit Hartgebilden Reste hinterlassen konnten.

In Vergleichung mit der Summe lebender Formen ist die wenn auch fast täglich wachsende Zahl solcher doch nur eine geringe. Ihre Bedeutung mindert sich noch bei der Erwägung, dass nur ein Bruchtheil der letzteren einen directen Anschluss an die lebenden gestattet, während ein größerer Theil völlig erloschenen Abtheilungen angehört. Aus vielen durch die Ontogenese sowie durch die Anatomie erwiesenen Thatsachen erhellt, dass der Betrag der als Vorfahren lebender Formen vorauszusetzenden untergegangenen, wie er in den unendlich langen Zeiträumen der Entwickelung unserer Erdoberfläche successive zur Entfaltung gelangte, ein gleichfalls nicht durch Zahlen ausdrückbarer, ein unendlicher war. Dadurch werden wir bescheiden in unseren Ansprüchen an den *directen* Nachweis des phylogenetischen Zusammenhanges, gewinnen aber zugleich eine höhere Schätzung für die in der Ontogenie geborgenen gewichtigen Zeugnisse und für die bedeutsamen Urkunden der Paläontologie.

So erwächst daraus die Aufgabe, die ontogenetischen und paläontologischen Thatsachen mit jenen der Anatomie logisch zu verknüpfen, und damit für die Phylogenie Grundlagen zu gewinnen, auf denen sie in der vergleichenden Anatomie zu einem wissenschaftlichen Gebäude sich erhebt.

Da die *Phylogenese* kein unmittelbar zu beobachtender Vorgang ist, wie die Ontogenese einen solchen vorstellt — er wäre es auch nicht, wenn vollständig lückenlose Vorfahrenreihen aller einzelnen Stadien neben einander gelegt uns zur Verfügung ständen! —, ist für Manche daraus eine Geringschätzung, ja sogar ein Ableugnen des Vorganges entstanden. Wir wollen dieser mehr aus der individuellen Organisation als aus dem Objecte erfließenden Beurtheilung nur entgegenhalten, dass eine sehr große Anzahl von Wissenschaften, selbst von solchen, deren Gegenstand die Natur ist, nicht existirte, wenn die directe, unmittelbare, sinnliche Wahrnehmung als einzige Voraussetzung gälte. Der Schluss aus Prämissen ist überall zum Rechte gelangt, und die *Prämissen liegen auch hier in Thatsachen, welche die Beobachtung feststellte.* Auf die Unzulänglichkeit der paläontologischen Zeugnisse sich zu berufen, ist nicht minder verkehrt. Wir benutzen die Paläontologie nicht in ihren Defecten, sondern in ihren positiven Ergebnissen, und da spricht sie ein recht eindringliches Wort!

Vergleichung und ihre Methode.

§ 14.

Die Organisation in den einzelnen größeren und kleineren Abtheilungen des Thierreichs lässt uns beim ersten Blicke mehr die Verschiedenheit als die Übereinstimmung wahrnehmen. Diese tritt um so mehr hervor, je bedeutender die Divergenz der Organisation der einzelnen Abtheilungen ist. Es ist aber *Aufgabe der vergleichenden Anatomie*, zum Zwecke der *Erkenntnis des Zusammenhanges der Organismenwelt* den Veränderungen der Organisation nachzugehen und aus dem

Veränderten, Umgewandelten das Gleichartige aufzusuchen, wie tief verborgen es auch liegen mag. Gleichartig kann aber ein Organ mit einem anderen in doppeltem Sinne sein. Einmal nach seinen functionellen Beziehungen, also in physiologischer Hinsicht, dann aber auch nach seinem genetischen Verhalten sowie in seinen anatomischen Beziehungen, also vom morphologischen Gesichtspunkte aus. Beide Beziehungen eines Organs sind scharf aus einander zu halten. Der Wechsel der Function bei einem und demselben Organe, ebenso wie die Gleichartigkeit der Verrichtungen morphologisch sehr differenter Organe geben der physiologischen Beziehung bei der morphologischen Vergleichung einen untergeordneten Werth. Die Kieme eines Fisches und die Kieme eines Krebses sind Organe der Athmung, sogar mit einem in manchen Punkten übereinstimmenden Bau, und doch sind sie morphologisch bedeutend verschiedene Gebilde, wie sich aus dem Verhalten derselben zum Gesammtorganismus ergiebt. Die Betonung der Gleichartigkeit der Function würde also die morphologisch differentesten Organe zusammenbringen und damit vom Ziele der vergleichenden Anatomie sich entfernen. Wir scheiden demnach die physiologische Gleichartigkeit als *Analogie* von der morphologischen als *Homologie* und betrachten den Nachweis der letzteren als unsere Aufgabe. Damit ist die Hauptrichtung des Weges angedeutet, welchen die Forschung zu betreten hat. *Aus der Aufgabe bestimmt sich die Methode;* das ist eben der Weg der Forschung, der hier zur Erkenntnis der Homologien zu führen hat. Man kann nicht behaupten, dass man mit einer beliebigen anderen Methode, welche die Vergleichung ausschließt, ebenso jene Aufgabe lösen könnte, denn das wäre ein Widerspruch mit der Aufgabe.

Die Homologie liegt um so offener, je kleiner die Abtheilung ist, aus der die Vergleichungsobjecte stammen. Sie entspricht demnach dem Verwandtschaftsverhältnis, wie es durch die Phylogenese dargelegt wird. In der mehr oder minder deutlichen Homologie drückt sich der nähere oder entferntere Grad der Verwandtschaft aus. Er wird in dem Maße zweifelhaft als der Nachweis von Homologien sich unsicher gestaltet. Wie weit die Homologie sich durch das Thierreich erstreckt, ist noch keineswegs fest zu bestimmen. Jedenfalls ist jetzt eine größere Anzahl homologer Einrichtungen selbst für sonst divergente Abtheilungen aufgedeckt, und damit sind die Grenzen der Homologie weiter hinaus gerückt, als früher anzunehmen geboten war.

Für den Nachweis der Homologie eines Organs ist die Beachtung der übrigen verwandtschaftlichen Beziehungen der die Vergleichungsobjecte verbindenden Abtheilungen von größter Wichtigkeit, denn *die Homologie wird von der Abstammung beherrscht, homologe Organe sind Abkömmlinge gemeinsamen Ursprungs,* die entweder von dem Ausgangspunkte gleich weit entfernt liegen, oder von denen sich das eine mehr, das andere weniger weit entfernt hat. Da uns der Urzustand des Organs, um das es sich handelt, in der Regel nicht direct erkennbar ist, wir ihn vielmehr nur auf dem Wege der Ontogenese oder durch die Vergleichung zu ermitteln suchen, so wird die genaue Kenntnis der Organisation der betreffenden Abtheilungen zur unerlässlichen Voraussetzung. Sie giebt uns den Maßstab der Beurtheilung der wechselseitigen Stellung jener Thierformen zur Hand, und damit lehrt sie uns die Zustände als höhere oder niedere zu betrachten und daraus Rückschlüsse auf das der Vergleichung unterstellte Organ zu ziehen.

Diese Rückschlüsse sind um so sicherer, wenn sie von allen in Betracht kommenden Instanzen, unter denen die genetischen obenan stehen, gestützt werden. Die Aufgabe wird aber noch dadurch erschwert, dass meist ein Organismus mit der Erreichung einer höheren Stufe diese keineswegs mit allen seinen Organen betritt. In höheren Abtheilungen erhalten sich an diesem oder jenem Organe niedere Befunde, wie auch in niederen Abtheilungen einzelne Organe zu einem höheren Ausbildungsgrade gelangen können. Daher bedarf es der größten Umsicht zur Vermeidung irriger Folgerungen.

Wenn wir den Nachweis der *Analogien* von unserer Aufgabe ausschlossen, so ist damit die Wichtigkeit der *physiologischen Verhältnisse* der Organe auch für die Erkenntnis der Homologien nichts weniger als verkannt. Jene lehren uns die Veränderungen verstehen, welche homologe Organe erfuhren, und sind dadurch zur Beurtheilung der letzteren unerlässlich, wie ja die Function diese in ihrer Ausbildung wie in ihrer Rückbildung beherrscht.

§ 15.

Die Homologie wird in Folge der verschiedenen Art morphologischer Übereinstimmung in zwei Hauptabtheilungen gespalten, in die *allgemeine* und in die *specielle Homologie*.

I. Allgemeine Homologie besteht, wenn ein Organ auf eine Kategorie von Organen bezogen wird, oder wenn ein damit verglichenes Einzelorgan nur als Repräsentant einer solchen Kategorie zu gelten hat. Die Kategorien werden dann immer aus mehrfach im Körper vorhandenen Organen oder Theilen bestehen, die für den Thierstamm oder für die engere Abtheilung typische Einrichtungen sind. Wenn wir die Wirbel, die Gliedmaßen eines Thieres etc. unter einander vergleichen, begründen wir eine allgemeine Homologie. Diese löst sich wieder in Unterabtheilungen auf, nach der Art der Organkategorie, die bei der Vergleichung diente.

1) *Homotypie* besteht an Organen, die sich als Gegenstücke zu einander verhalten, z. B. die Organe der beiderseitigen Körperhälften; die rechte Niere ist der linken, das rechte Auge dem linken homotyp etc. Wenn diese Beispiele die Nothwendigkeit der Aufstellung dieser Abtheilung nicht hervortreten lassen, so ist dabei zu erwägen, dass homotype Organe nicht immer gleich sich verhalten. Oft sind sie so umgeformt, dass die Homotypie unkenntlich geworden und ihre Ermittelung von bedeutenden Schwierigkeiten umgeben ist.

2) *Homodynamie* (die allgemeine Homologie Owen's, z. Th. auch dessen Homologie der Reihe in sich begreifend) besteht zwischen Körpertheilen, die auf eine allgemeine, durch Reihenfolge sich äußernde Formerscheinung des Organismus sich beziehen. Dadurch, dass diese Theile, den Typus des Organismus bestimmend, in der Längsachse desselben angeordnet sind, unterscheidet sich die Homodynamie von der nächstfolgenden Art. Homodyname Theile sind metamer, wie die Segmente der Gliederthiere, Wirbelabschnitte der Vertebraten etc.

3) *Homonomie*. Sie bezeichnet das Verhältnis derjenigen Körpertheile zu einander, die an einer Querachse des Körpers, oder nur an einem Abschnitte der Längsachse gelagert sind. Die Strahlen des Gliedmaßenskelettes der Fische, die einzelnen Finger und Zehen der höheren Wirbelthiere sind homonome Gebilde.

Außer diesen Unterabtheilungen der allgemeinen Homologie sind noch andere unterscheidbar, die jedoch von sehr untergeordneter Bedeutung sind.

II. Specielle Homologie, Homologie im engeren Sinne bezeichnet das Verhältnis zwischen zwei Organen gleicher Abstammung, die somit aus der gleichen Anlage hervorgegangen, gleiches morphologisches Verhalten darbieten. Da das Aufsuchen der speciellen Homologien genaue Nachweise der verwandtschaftlichen Beziehungen erfordert, so ist die Vergleichung innerhalb der niederen Abtheilungen des Thierreiches oft nur auf die ganzen Organsysteme beschränkt. Bei anderen vermag sie sich auf Einzelorgane, Theile von Organsystemen zu erstrecken und findet hier um so festeren Boden, je größer die Summe der in die Vergleichung einbezogenen Theile ist. Am bestimmtesten sind die Homologien an Skelettheilen, den genauest durchforschten Organen, nachweisbar.

Die specielle Homologie wird in Unterabtheilungen geschieden. Maßgebend ist hierbei der Zustand der bezüglichen Organe. Diese sind entweder in ihrem morphologischen Befunde wesentlich unverändert, oder bieten durch Hinzutreten oder Wegfall von Theilen Modificationen dar. Ich unterscheide daher:

1) *Complete Homologie*, wenn das bezügliche Organ, zwar in Gestalt, Umfang und manchen anderen Beziehungen modificirt, sich in Lage und Verbindung unverändert und vollständig erhalten hat. Diese Homologie findet sich meist innerhalb der engeren Abtheilungen, seltener bei den weiteren, wie sie überhaupt die beschränkteste ist. Am Organismus ist in den Veränderungen, die er phylogenetisch durchläuft, durch Aus- und Rückbildung überall Neues hinzugekommen, Altes verloren worden, so dass wenig Theile davon unberührt bleiben. Complete Homologie zeigen z. B. einzelne Knochen von den Amphibien bis zu den Säugethieren, das Gehirn der Amphibien und Reptilien etc.

2) *Incomplete Homologie.* Diese besteht darin, dass ein Organ im Verhältnis zu einem anderen ihm sonst völlig homologen noch andere, jenem fehlende Theile mit umfasst, oder umgekehrt: dass ein Organ im Verhältnis zu einem anderen um einen ihm sonst zukommenden Bestandtheil vermindert ist; oder dass das Organ unter Bewahrung seiner Beschaffenheit doch ein successive neu gebildetes vorstellt. Nach diesen Fällen unterscheiden wir die incomplete Homologie als:

a) *Defective Homologie*, bei der ein Theil verloren ging, der ursprünglich dazu gehörte. Ein Beispiel bietet sich an den Brustflossen der Fische. Das Skelet dieses Organs befindet sich bei den Ganoiden oder Teleostiern durch Reduction in incompleter Homologie zu jenem der Selachier.

b) *Augmentative Homologie* kommt durch Zuwachs neuer Theile zu einem Organ zu Stande, in so fern diese nicht aus Sonderungen des Organs selbst hervorgingen. Als Beispiel mag das Herz der Wirbelthiere dienen. Von den Cyclostomen an ist das Organ durch die ganze Abtheilung der Vertebraten homolog; die Homologie ist aber incomplet, denn bei den Fischen liegt noch ein Theil, der Venensinus, außerhalb des Herzens, der in den höheren Abtheilungen ins Herz aufgenommen wird. Die Homologie zwischen Fisch- und Säugethierherz ist also incomplet durch Zunahme.

c) *Imitatorische Homologie* (FÜRBRINGER). Diese entspringt aus der Combination der beiden vorigen Formen. Sie ist vorzüglich an metameren Organen erkannt, an denen die Veränderung eine bestimmte Ähnlichkeit oder sogar Übereinstimmung mit anderen, entweder vor oder hinter dem betreffenden Metamer sich findenden, diesem zugehörigen Organen hervorbringt. Das Skelet bietet solche imitatorische Homologien an der Wirbelsäule. Sehr verschiedene Wirbel können z. B. zu Lumbal- oder Sacralwirbeln gestaltet sein. Das Muskelsystem wie das periphere Nervensystem bietet nicht minder zahlreiche Beispiele. Am schärfsten treten diese bei Reptilien und Vögeln hervor.

In der Beurtheilung der incompleten Homologien ist wieder jeweils der primitivere Zustand maßgebend, indem er zum Ausgange zu dienen hat. Von ihm aus bestimmt sich, was das Organ gewann oder verlor, oder in wie fern es an die Stelle eines anderen trat.

Von den Homologien sind jene Bildungen als *Homomorphie* auszusondern, welche einander zwar mehr oder minder ähnlich, aber in keinem phylogenetischen Nexus stehen (FÜRBRINGER).

In der Homologie und ihren verschiedenen Formen liegt aber nur der Ausdruck der vergleichenden Erfahrung. Für diese selbst besteht meist ein langer und oft schwieriger Weg, auf welchem mit der Feststellung des phyletischen Werthes der Träger der betreffenden Organe zu deren Prüfung und zur Sichtung und Ordnung der sich ergebenden Erfahrungen geschritten wird. Zu dieser werden sämmtliche Instanzen, die bei einem Organe in Betracht kommen, erfordert, wobei in jedem Einzelfalle der einen oder der anderen ein Übergewicht zukommen kann. Die ungeheuere Mannigfaltigkeit der Zustände, in denen uns die Organe begegnen, und deren Wechsel in der Erscheinung, durch welche sie uns wie im Flusse befindlich sich darstellen, verlangt auch eine verschiedene Methode der Forschung. Sie hat sich einzurichten und anzupassen an die jeweilige Besonderheit der Aufgabe, wird demzufolge nach dieser eine mannigfaltige sein. Wie die Wissenschaft selbst erst im Werden ist, so sind auch die zu ihr führenden Wege noch keineswegs sämmtlich gebahnt, viele sind nur vorläufig abgesteckt, für andere ist nur die Richtung angedeutet. Bei fortschreitender Forschung wird mit der Vervollständigung der phylogenetischen Erkenntnis auch die Methode sich vervollkommnen, wie sie bereits durch die Aufnahme der Ontogenese unter ihre Hilfswissenschaften sich längst vervollkommnet hat.

Dagegen eröffnet sich bei der *ausschließlichen* Begründung der Homologien auf die Ontogenese ein bedeutender Irrweg, der weit vom Ziele abführt. Das wird verständlich durch die cänogenetischen Vorgänge, welche die palingenetischen Momente durchsetzen, so dass das strenge Auseinanderhalten beider zu einer unerlässlichen Aufgabe wird. (Vergl. § 11.)

§ 16.

Die Schwierigkeit der *Erkenntnis der Homologien* wächst mit der gegenseitigen Entfernung der Abtheilungen, denen die Vergleichungsobjecte entnommen

sind, weil sich immer mehr Zwischenzustände einschieben, an denen die erste Organisation nach und nach modificirt wird. Die die Differenzirung und Ausbildung des Organismus bedingenden Processe bewirken mit den Veränderungen der Organe die Entstehung incompleter Homologien, was weitergreifend zu einem Auflösen der Homologie führen kann, indem ganz neue Einrichtungen daraus entstehen. Damit tritt eine neue und wichtige Aufgabe an die Forschung heran. Sie wird sich vervollkommnen durch die *Aufdeckung und Prüfung der Causalmomente*, welche bei jenen Umgestaltungen der Organe wirksam sind. Wir meinen damit die Anlässe, auf welche Veränderung erfolgt, und die sonach als Bedingungen zu jenen erscheinen.

Da jene Causalmomente von einer Änderung der Function — es braucht durchaus kein »Wechsel« derselben zu sein — begleitet sind, betrifft die Aufgabe die *Physiologie*. Es ist festzustellen, durch welche Einflüsse die Änderung der Function sich vollzieht, in welchem Maße jene Einflüsse als wirksame Kräfte erscheinen, und in welcher Weise diesen die morphologischen Veränderungen entsprechen. In gleicher Weise stellt sich die Aufgabe gegenüber den Erscheinungen der Correlation und erfasst damit den ganzen Organismus. Das, was in seiner Gesammterscheinung die Anpassung vorstellt, löst sich damit in eine Anzahl bestimmter Factoren auf, durch die es zur Erklärung geführt wird. Dass diese Vorgänge alle auf mechanischem Wege sich abspielen, ist nicht zu bestreiten.

Die Vergleichung erhält daraus eine neue Grundlage, durch welche das Gesetzmäßige jener Vorgänge mehr als durch die Constanz der Beobachtung dargethan werden kann. Da aber jeder organische Vorgang, auch der einfachste, sich in zahlreiche Theilvorgänge zerlegt, deren jeder einzelne für sich behandelt werden müsste, so erwächst daraus eine Aufgabe ungeheuren Umfanges. Wir müssen es unentschieden lassen, ob zur Lösung jener Aufgaben kürzere Wege sich finden, und wenn auch manche kleinere Fragen durch jene Behandlung beantwortet werden mögen, so bleibt es doch zu bezweifeln, ob diese Umgestaltungsprocesse ohne jene Zersplitterung in viele Theilvorgänge ebenso fügsam sind. (Siehe O. Hertwig, Zeit- und Streitfragen der Biologie. II. 1897.) Aber auch bei erfolgreicher Behandlung der Objecte würde die Vergleichung nicht aufgehoben, und es ist ein gewaltiger, nur von Unkenntnis der Aufgabe der vergleichenden Anatomie zeugender Irrthum, wenn die Methode der Vergleichung durch eine andere, exactere, zu ersetzen empfohlen wird. Unsere Erfahrungen an einem anatomischen Objecte können durch morphologische, chemische oder physikalische Untersuchung auf das Großartigste sich vermehren, ohne dass aus all' diesem auch nur das Geringste für ein anderes Object hervorginge. Diese Erfahrungen werden an dem Untersuchungsobject ihre natürliche Grenze haben; und wie groß ihre Zahl auch sein mag, so entspringt daraus nichts für die Beziehungen der Einzelobjecte zu einander, für deren Zusammenhang. Mit der Vergleichung ist dieser zu bestimmen, und damit erhalten zugleich alle jene isolirten Erfahrungen Bedeutung, indem sie der Vergleichung die Grundlagen abgeben, aus denen sie ihre Schlüsse zieht. Die Vergleichung wird damit zu einer logischen Operation, die durch keine Beobachtung

und durch kein Experiment ersetzt werden kann. Damit erweist sich die Vergleichung als eine höhere Instanz.

Daraus, dass die Ergebnisse der vergleichenden Anatomie, obwohl auf Thatsachen fußend, durch Schlüsse uns vermittelt werden, hat man der vergleichenden Anatomie den Vorwurf der Unsicherheit gemacht. Es ist wahr, dass in Folge einer Vermehrung unserer Erfahrungen auch die Beurtheilung der Thatsachen mit den daraus zu ziehenden Schlüssen sich geändert hat, daraus folgt aber nur, dass ein Fortschritt besteht, Bewegung, gegenüber der Stabilität und Stagnation. Wir betrachten also die supponirte Unsicherheit als eine Äußerung des Lebens der Wissenschaft. Freilich kann ja durch minder strenge Behandlung der Denkgesetze die Eröffnung von Irrpfaden geschehen, was ja auch bei scheinbar ganz exacter Behandlung wissenschaftlicher Fragen keineswegs ausgeschlossen ist, wie viele Beispiele lehren.

Wie in jeder Wissenschaft aus den Thatsachen Schlüsse sich ergeben, welche das werthvollste Ergebnis der Forschung darstellen, so sind auch für die vergleichende Anatomie die geistige Verwerthung der Thatsachen durch ihre Verknüpfung das wissenschaftliche Ziel. Was kann es nutzen, unendliche die Organisation betreffende Erfahrungen zu sammeln, wenn daraus nicht eine Einsicht in jene erwächst, ihr allmähliches Werden verständlich wird, indem es sich in mannigfachen, aber aus einander hervorgegangenen Zuständen darstellt, die ihre Verwandtschaft unter einander in der Organisation zum Ausdrucke kommen lassen. Wir müssen also den Werth jener geistigen Operationen des Vergleichens und Folgerns für mindestens nicht geringer erachten, als die exacte Feststellung der Thatsachen. Eine Entscheidung über diese Werthverhältnisse erhalten wir aus der Prüfung der zuweilen auftauchenden Versuche, ohne Vergleichung, aus differenten Zuständen wissenschaftliche Resultate zu gewinnen.

Diese Resultate sind auch bei vergleichender Forschung von sehr verschiedenem Werthe, und es ist wichtig einzusehen, dass nicht alle Fragen beantwortet werden können. Je weniger sichere Thatsachen sich als Prämissen aufstellen lassen, desto unsicherer wird die Folgerung sein. Die Sicherheit nimmt zu mit der Vermehrung der Erfahrungen. Die Erkenntnis dieser Mängel ist bedeutungsvoll, da aus ihr eine Vervollständigung der Thatsachen hervorgehen kann, und damit haben auch jene unvollkommenen Ergebnisse einen gewissen *heuristischen* Werth, so gut wie die Hypothesen, die als Mittel zum Zwecke ihnen Dienste leisten. Das Allmähliche der Vervollkommnung theilt die vergleichende Anatomie mit allen Wissenschaften, es muss eher zur Theilnahme an dem Fortschrittswerke auffordern, als eine Warnung sein, wie sie zuweilen allerdings von ganz fremder Seite verlautbart.

Indem in der Aufgabe der vergleichenden Anatomie die Darstellung der Vorgänge begriffen ist, welche den Wandelungen der thierischen Organismen entsprechen, erscheint die vergleichende Anatomie als *historische Wissenschaft*. Sie stellt sich parallel der Geologie. Für ihre Grundlagen ist dieselbe exacte Behandlung erforderlich, wie für andere Naturwissenschaften, und diese auf der einen Seite,

auf der anderen richtig geleitete Vergleichung führt zu der Erkenntnis des Zusammenhanges der Organisation, die auf jedem anderen Wege verschlossen bleibt.

Vom Aufbaue des Körpers.

Die einfachsten Lebensformen.

§ 17.

Den Anfangszuständen der Organismenwelt begegnen wir in einer großen Abtheilung kleinster Wesen, welche man mit dem Namen der *Protisten* zusammenfasst. Die außerordentlich mannigfaltigen Formen und Lebenserscheinungen dieser niedersten Organismen haben nur das Gemeinsame, dass sie, von den im Thier- oder im Pflanzenreiche zur Ausbildung gekommenen Einrichtungen noch weit entfernt, in den einfachsten Zuständen sich halten. Aber es werden bei einem Theile von ihnen Verhältnisse bemerkbar, durch welche bald an niedere pflanzliche Zustände, bald an thierische Organismen erinnert wird. Wenn in dem einen Falle der Körper sich einhüllt in eine mehr oder weniger feste Membran und sich damit gegen die Außenwelt abschließt, während er in einem anderen Falle bald ganz frei bleibt, bald, bei nur theilweiser Rückbildung mittels Fortsätzen seiner Substanz mit dem ihn umgebenden Medium communicirt, so erblicken wir darin Erscheinungen, von denen die eine für die Formbestandtheile des Pflanzenreichs charakteristisch wird, während die andere in der freien Wechselbeziehung zur Außenwelt sich der thierischen Organisation näher gerückt zeigt. Zwischen beiden Extremen ist aber bei dem Bestehen zahlloser vermittelnder Formen *keine Grenze* sicher bestimmbar, so dass es ein glücklicher Gedanke HAECKEL's war, als er alle jene niedersten Formen in einem besonderen *Protistenreich* zusammenfasste.

Aus diesem nehmen wir jene Formen als »*Protozoen* oder Urthiere« in Anspruch, welche nach dem vorhin Bemerkten in manchen Punkten als Vorbilder thierischer Organisation erscheinen, und zugleich als Beispiele einfachster Zustände. Ich zähle hierher die Rhizopoden, die Gregarinen und ciliate Infusorien. Wenn auch diese hier vorwiegend in Betracht gezogen werden, so sollen andere Protistenabtheilungen davon nicht ganz ausgeschlossen sein, und auch für manches Andere wird sich Anlass der Erwähnung bieten.

Der Leib der Protozoen wird wie jener wohl aller Protisten durch organische Substanz dargestellt: dem *Plasma* oder *Protoplasma*. Wie sie oftmals dem Anscheine nach völlig gleichartig sich darbietet, und auch lange Zeit hindurch so aufgefasst wurde, so ergiebt sie doch bei genauer Prüfung eine gewisse Zusammensetzung, eine bestimmte Structur. Ein Maschenwerk bildet den Hauptbestandtheil, in welchem Räume mit einer anderen Substanz erfüllt sich vertheilen (Wabenstructur des Protoplasma, BÜTSCHLI). So besteht also bereits in dieser Substanz eine Sonderung, und daraus dürften mit der fortschreitenden Forschung manch neue Einsichten in die biologischen Vorgänge am Protoplasma entspringen. Außer Bestandtheilen variabler Art, zum Theile aufgenommene Nahrung und deren Reste,

zum Theile Abscheideproducte vorstellend, führt das Protoplasma regelmäßig ein besonderes Gebilde, den *Nucleus, Kern.* Von bestimmter, sphärischer oder elliptischer Gestalt, besitzt er eine festere Membran als Hülle eines plasmatischen Inhaltes, an welchem während des lebenden Zustandes eine »Netzstructur« sich erkennen lässt. Die Maschenräume des »Kernnetzes« füllt eine minder zähe Substanz, der »Kernsaft«.

Protoplasma und Kern bilden die charakteristischen Bestandtheile des Protozoenkörpers, aber nicht für Alle die ausschließlichen. Das Protoplasma vermittelt die Beziehungen zu der Außenwelt, Bewegung, Empfindung, nimmt Nahrung auf und verändert dieselbe, leistet Abscheidungen und Differenzirungen der mannigfaltigsten Art. Es ist somit der Träger der Lebenserscheinungen, es bewegt sich und reagirt auf Reize, von denen die thermischen voranstehen. Dem Kerne dagegen kommt eine bedeutsame regulatorische Einwirkung auf jene Lebensäußerungen des Protoplasma zu, welchen Einfluss, wie er auch schon in gewissen Fällen, sogar durch das Experiment sichergestellt und bei der Fortpflanzung allgemein nachweisbar ist, wir jedoch in seinen Factoren bis jetzt nicht bestimmt zu präcisiren vermögen. Außer dem Kern, der auch mehrfach vorkommen kann, bestehen besonders bei Infusorien noch andere Gebilde, deren wir weiter unten gedenken müssen.

Durch die im Protoplasma wie im Kerne bestehenden Structuren ergiebt sich der Protozoenleib selbst in seinem einfachsten Zustande als ein bereits complicirter Organismus. Die Einfachheit ist nur eine relative, indem wir sie dem Organismus höherer Lebensformen gegenüberstellen, bei welchem schon durch die Zusammensetzung aus einer Vielzahl kleinster Einheiten und deren Derivate eine bedeutend größere Complication erreicht wird. Die ersten Anfänge der Organisation beginnen also bereits mit einer nicht absolut tiefen Stufe, und Ähnliches ergeben auch die niedersten der Protisten, die wir hier nicht in Betracht zogen.

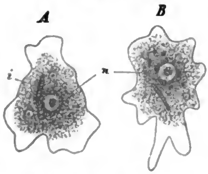
Die Betheiligung zweier differenter Gebilde in der Zusammensetzung des Protozoenleibes lässt die Frage entstehen, welches von beiden das ursprünglichere sei, wenn man nicht die wenig begründbare Vorstellung einer gleichzeitigen Entstehung beider, etwa einer Sonderung derselben aus anfänglich gleichartigem Materiale hegen will. Wir befinden uns mit dieser Frage auf einem Gebiete, in welchem die Schwierigkeit der Untersuchung noch keine sicheren Ergebnisse entstehen ließ, und wenn auch kernlose Zustände in den Formelementen der dem Pflanzenreiche näher stehenden Pilze bekannt sind, so kann doch daraus nicht ohne Weiteres auf das primitive Verhalten der Protozoen geschlossen werden. Auf der anderen Seite bildet der Kern ein so sehr charakteristisches und so wichtiges Gebilde, dass ihm wenigstens die Möglichkeit der Primogenitur nicht abzusprechen ist. Es hat daher gewiss Berechtigung, wenn Bütschli die Bacterien mit freien Kernen verglichen hat, welche, von einer minimalen Protoplasmaschicht umgeben, Anfangszustände, allerdings eigener Art, vorstellten.

Der Organismus der Protozoen im Überblicke.

§ 18.

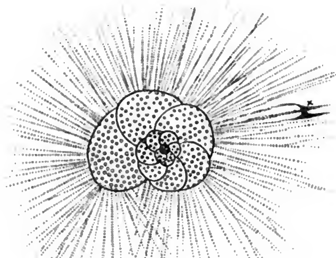
Das den Körper der Protozoen darstellende *Protoplasma* erscheint in seinem indifferenten Zustande in sehr veränderlicher Form und lässt damit den Körper während des Lebens *ohne bestimmte Abgrenzung*. Er erscheint so bei *Rhizopoden*, auch bei manchen *Radiolarien* in einem beständigen Wandel der Form, indem das Protoplasma Fortsätze aussendet. Diese sind bald breitere, in bestimmter Richtung sich bewegende Ströme, so bei vielen Amöben (Fig. 1 *A*, *B*), bald feinere, einfache oder nach der Peripherie sich wieder theilende Fäden wie bei Foraminiferen (Fig. 2) und manchen Radiolarien. Diese in steter Veränderung begriffenen Fortsätze sind die Pseudopodien (Scheinfüßchen), die für jene Abtheilungen charakteristisch sind. Bald ist es die gesammte Oberfläche des Körpers, von der das Pseudopodienspiel ausgeht, so dass dem Körper dadurch ein strahliges Aussehen wird, bald sind nur beschränkte Theile der Oberfläche mit jener Erscheinung begabt, dann nämlich, wenn der Körper zum großen Theile von einer Hülle umschlossen wird, wobei das Protoplasma freilich auch über die Hülle sich erstrecken kann. Die Bewegung des Protoplasma in den Pseudopodien gleicht einem Fließen, wobei die Action durch die im Protoplasma mitgeführten feinen Molecule oder auch Körnchen bemerkbar wird. Die Bewegung betrifft auch nicht gleichartig das zu einem Pseudopodium jeweilig verwendete Protoplasma. Vielmehr ist an einem Pseudopodium ein centrifugaler und ein centripetaler Protoplasmastrom bemerkbar, so dass das ausgesendete Plasma wieder ins Körperinnere gelangt. Jeder Theil des inneren Protoplasma kann so nach außen gelangen, und, wenn auch nur momentan, die Körperoberfläche mit darstellen helfen. Benachbarte Pseudopodien können in verschiedener Zahl an jeder Stelle unter einander verschmelzen (Fig. 2 *x*), dünne

Fig. 1.



Eine Amöbe in zwei verschiedenen Momenten ihrer Bewegung dargestellt. *n* Kern. *i* Aufgenommene Nahrung. Auch einige Vacuolen sind bemerkbar.

Fig. 2.



Eine Foraminifere (Rotalia) mit ausgestreckten Pseudopodien, die aus den Poren der mehrkammerigen Schale hervortreten. Bei *x* ist das peripherische Zusammenfließen mehrerer Pseudopodien dargestellt.

Protoplasmalamellen darstellen oder auch netzartige Verbindungen eingehen. Das Protoplasma erweist sich nicht bei Allen von gleicher Consistenz. Bei vielen Amöben und verwandten Formen scheint dem Protoplasma eine dichtere Beschaffenheit zuzukommen, es ist zähflüssiger, wie sich aus der langsamen Bewegung der Pseudopodien entnehmen lässt. In diesem Falle befinden sich die Pseudopodien der Heliozoen, die allseitig vom Körper entsendet werden. Hier hat sich an den Pseudopodien ein Achsenfaden gesondert, der von dem Protoplasma überkleidet wird. Auch bei den Radiolarien hat dieser Achsenfaden eine große Verbreitung. Er lässt solche Pseudopodien starr erscheinen. Mit dieser Sonderung kommt den Pseudopodien nicht bloß eine größere Constanz der Form, sondern auch eine regelmäßigere Vertheilung zu, welche sie am vollständigsten bei den Acanthometriden erworben haben. Wo im Körper der Radiolarien Differenzirungsproducte des Protoplasma vorhanden sind, werden sie vom Protoplasma umschlossen, und das letztere bildet dann eine continuirliche Schicht an der Oberfläche, welche noch von einer Gallertschicht umgeben wird. Diese durchsetzen dann die von jener Protoplasmaschicht ausgehenden Pseudopodien; die Protoplasmaschicht wird zum Mutterboden der Pseudopodien.

Das in der Pseudopodienbildung charakteristische Verhalten des Protoplasma wird durch im Innern zu Stande gekommene Differenzirungen (Skeletbildungen etc.) nicht alterirt. Es ist der Ausdruck eines peripherische Differenzirung entbehrenden niedersten Zustandes der lebenden Materie.

Durch die Pseudopodien vollzieht der Organismus wichtige Functionen. Sie haben locomotorische Bedeutung für alle auf dem Boden von Gewässern lebenden Rhizopoden. Dieses kann am leichtesten bei den Amöben beobachtet werden, deren vorgeschobene Pseudopodien den übrigen Leib nachfließen lassen, so dass eine Ortsbewegung in bestimmter Richtung auftritt. Noch wichtiger ist die nutritorische Bedeutung für Rhizopoden und Radiolarien, wie weiter unten erörtert wird. Dass dem Protoplasma endlich auch ein gewisses Maß der Empfindung zukommt, ist gleichfalls erkennbar, da dasselbe auf Reize reagirt. Durch die Pseudopodienbildung vermögen so Zustände der Umgebung wahrgenommen zu werden.

Schon bei den *Amöben* ist am Protoplasmaleibe eine Sonderung wahrnehmbar, indem eine äußere, minder weiche Schicht von der weicheren oder flüssigeren, auch zahlreichere Körnchen führenden, inneren Körpersubstanz sich abgrenzt. Beide werden als *Ecto-* und *Endoplasma* unterschieden, und treffen sich auch für die Pseudopodien.

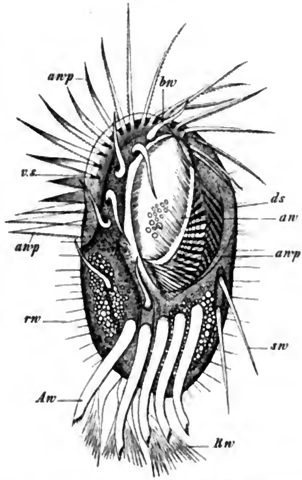
Mit der Erwerbung einer consistenteren Beschaffenheit der äußersten Körperschicht wird die Pseudopodienbildung beschränkt. Aus der chemisch-physikalischen Veränderung peripherischer Theile bildet sich der Gegensatz zu dem übrigen indifferent bleibenden Protoplasma oder *endoplasmatischen* Körperparenchym schärfer aus, welches zwar noch Beweglichkeit äußert, allein durch die festere Rindenschicht, das *Ectoplasma*, in ansehnlicheren Excursionen gehemmt wird. Dieser Zustand leitet bei manchen Abtheilungen der Protozoen zu mannigfachen Differenzirungen. So findet sich bei den *Gregarinen* als äußerste Begrenzung des Körpers

eine feine aber resistente Membran, die häufig eine zarte Längsstreifung zeigt, sie wird als *Cuticula* bezeichnet. Unter ihr findet sich eine meist helle Ectoplasmaschicht, welche von der zahlreiche Körner führenden endoplasmatischen Körpermasse sich abgrenzt und, wie es scheint, auch der Sitz der Contractilität des Körpers ist. Besondere Differenzirungen des Ectoplasma finden später Erwähnung. Ähnlich verhalten sich auch die *Infusorien*, bei denen eine feine Cuticula überall da besteht, wo nicht Gehäusebildungen den Körper umschließen, die übrigens nur als weitere Ausbildungen der Cuticula anzusehen sind. Mit der Sonderung des Körpers in Ecto- und Endoplasma erscheinen an der Körperoberfläche für die Pseudopodienbildung compensatorische Einrichtungen, welche zum Theile von Pseudopodien ableitbar sind, wie denn bei den Radiolarien schon mancherlei Veränderungen der Pseudopodien vorkommen. Unter den Infusorien zeigen die Acineten an bestimmten Stellen des festsitzenden Körpers feine, aber häufig noch von der Cuticula überkleidete Fortsätze, welche mit einer kleinen Anschwellung endigen. Ungeachtet ihrer starren Form besitzen sie doch bedeutende Contractilität. Sie stellen tentakelartige Gebilde vor, die auch eine nutritorische Function verrichten, und sind in Büscheln oder Gruppen angeordnet, oder über größere Strecken der Körperoberfläche vertheilt.

Während durch Minderung der Activität des Protoplasma dessen Pseudopodien in Bildungen von ziemlich constant bleibender Gestalt übergehen, die bei aller Contractilität doch keine intensivere Bewegung äußern, so wird durch Steigerung der Activität an anderen Fortsatzbildungen des Protoplasma eine Reihe anderer Bildungen hervorgerufen. Schon bei vielen niederen Protisten bildet ein fein ausgezogener Protoplasmafortsatz ein von der übrigen Körpersubstanz durch seine Form wie durch seine Thätigkeit differentes Gebilde, welches man als Geißel (*Flagellum*) bezeichnet. Danach wird die bezügliche Protisten-Abtheilung als die der Flagellaten benannt. Das Flagellum führt rasche und energische Bewegungen aus von mannigfaltiger Art, aber vorwiegend die Ortsbewegung bewirkend. Obwohl die Thätigkeitsäußerung des Flagellum (deren auch mehrere einem solchen Organismus zukommen können) von jener des Protoplasma verschieden ist, so liegt in ihnen doch nur eine Sonderung des Protoplasma selbst vor. Diese Sonderung ist zuweilen sogar nur temporär, da es auch Geißelfäden giebt, die nach Art der Pseudopodien zurückgezogen werden können und dann dem Körperplasma wieder gleichartig werden. Solche Geißeln finden sich auch bei den Infusorien, bei denen ähnliche aber feinere Bildungen, die in großer Menge Strecken der Körperoberfläche bedecken, die Wimperhaare (*Cilia*) vorstellen. Sie erscheinen als unmittelbare aber lebhaft bewegliche Verlängerungen des Ectoplasma und durchsetzen die Cuticula. Häufig ergiebt sich vom Wimperhaar aus noch eine Differenzirung ins Innere. Entweder besetzen sie nur beschränktere Körperstellen wie die sogenannte Mundöffnung, oder sie sind über größere Strecken verbreitet, oder über den ganzen Körper, häufig sehr regelmäßig, vertheilt. Nach der bestimmten Vertheilung und Anordnung dieser Wimperhaare werden die Infusorien-Abtheilungen (Holotricha, Heterotricha, Hypotricha und Peritricha) unterschieden. Modificationen

dieser Wimperhaare bilden starre, nur an der Verbindung mit dem Körper bewegliche Gebilde wie die »Griffel« und Borsten der Stylonychien, die sogar plattenartig verbreitert sein können (vergl. Fig. 3). Wie die Wimperhaare dienen auch diese Gebilde der Locomotion. Endlich gehören dieser Reihe von Differenzirungen noch die undulirenden Membranen an, welche in der Nähe der Mundöffnung mancher Infusorien sich finden und mit den adoralen Cilien nutritorische Leistungen besitzen. An der Contactfläche mit dem umgebenden Medium treffen wir somit eine ganze Reihe von Sonderungen entstanden, die alle, als Fortsätze des Protoplasmaleibes gebildet, mannigfache Beziehungen des letzteren zur Außenwelt vermitteln. Bei aller in ihren Extremen bestehenden Verschiedenheit entbehren sie doch nicht der vermittelnden Zustände, und berechtigen dadurch zur Zusammenfassung.

Fig. 3.



Styloplatus Fresenii. *awp* orale Wimperplättchen. *ds, vs* dorsaler und ventraler Mundsaum. *bw* Hakencilien der Bauchfläche. *Aw* hintere, *Rw* Randwimperborsten. *sw* seitliche, *rw* Randwimpern. Nach v. Rees aus Fol.

§ 19.

Andere Sonderungen betreffen das differenzirtere Exoplasma des Körpers selbst. So finden sich in der Exoplasmaschicht mancher *Infusorien* (Paramaecien, Nassula u. A.) festere, stäbchenartige Bildungen (*Trichocysten*), die bei gewissen Einwirkungen einen feinen starren Faden hervortreten lassen. Diese Gebilde liegen in senkrechter Stellung zur Längsachse des Körpers dicht neben einander. Sie erinnern an die Nesselkapseln der Cölenteraten.

Auch besondere contractile Gebilde, die man mit Muskelfasern verglichen hat, sind Abkömmlinge des Ectoplasma. Wir nennen sie, da sie morphologisch weder Muskelfasern noch Muskeln sind, obwohl sie physiologisch mit solchen übereinstimmen: Scheinmuskeln oder Myophane (Haeckel).

Unter den Infusorien sind diese contractilen bandartigen Streifen in allen größeren Abtheilungen erkannt, am verbreitetsten bei Holotrichen und Heterotrichen. Sehr deutlich erscheinen sie bei den größeren Arten der Gattungen Stentor, Prorodon, Spirostomum. Sie verlaufen bald longitudinal, bald spiralig. Bei Stentor verbreitern sie sich gegen das vordere stärkere Körperende, und in der Umgebung

der Mundöffnung ziehen noch andere Züge solcher Myophane. Auch bei Vorticellinen kommen sie vor, und zwar in Spiraltouren gegen das in den Stiel übergehende Körperende zu. Dass diese Gebilde der Infusorien nicht die ausschließlichen contractilen Apparate des Körpers bilden, wird durch jene Infusorien erwiesen, die bei dem Mangel dieser Streifen energische Contractionen des Körpers auszuführen im Stande sind. Dass sie aber in der That contractil sind, beweist Spirostomum, dessen Körpercontractionen nicht nach der Längsachse des Körpers, sondern in der Richtung des Spiraltouren beschreibenden Streifenverlaufes stattfinden. In diese Reihe von Sonderungen aus dem Protoplasma gehört auch der im Innern des Stieles der Vorticellinen verlaufende contractile Strang, der bei Zoothamnium der Verästelung des Stockes gemäß verzweigt ist, indess er bei Carchesium jedem Individuum des Stockes gesondert zukommt. Endlich gehören hierher die contractilen Streifen auf der Unterfläche des scheibenförmigen Körpers einer *Cystoflagellatenform* (Leptodiscus medusoides). Wenn wir an der functionellen Bedeutung dieser Myophane keinen Zweifel haben, so gilt dieses weniger von ähnlichen, bei den *Gregarinen* bekannt gewordenen Bildungen. Diese Gebilde sind hier ringförmig oder auch spiralig angeordnet und bilden eine dicht unter der Cuticula gelegene Schicht, die nach innen zu an die Ectoplasmaschicht sich anschließt, von der sie eine Sonderung vorstellt.

§ 20.

Dem Organismus der Protozoen wichtige Theile lässt ferner das Protoplasma in den mannigfachen Gehäuse- und Skeletbildungen entstehen. Solche sind ebenfalls Sonderungen oder Abscheidungen der protoplasmatischen Leibessubstanz.

Fig. 4.



Durchschnitt einer Foraminiferenschale (Alveolina Quoii), an welchem die Anordnung der einzelnen Kammern zu einander sichtbar ist. (Nach W. CARPENTER.)

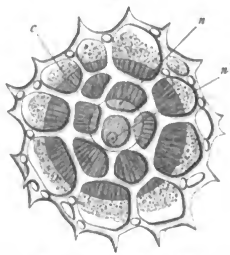
Einfache, meist oval gestaltete, mit einer Öffnung versehene Schalenbildungen finden sich bei einer Abtheilung der Amöben (Difflugia, Arcella). Die Schale ist bald weich, bald von größerer Festigkeit, die auch durch Aufnahme von Fremdkörpern mancherlei Art erhöht werden kann. Durch die Ausbreitung des Protoplasma über die Schalen können diese zeitweise als innere sich darstellen und dadurch wird ein Übergang zu solchen Formen vermittelt, bei denen das Gehäuse vom Protoplasma umschlossen wird. Complicirtere Formen entstehen bei den Foraminiferen, indem sich an ein einfaches rundliches Gehäuse neue Abschnitte anbauen, die dann einzelne durch Öffnungen unter einander verbundene und ebenso durch Poren nach außen hin communicirende

Kammern vorstellen (s. Fig. 4). Man hat diese Formen mit mehrkammerigem Gehäuse als *Polythalamien*, denen mit einkammerigen, den *Monothalamien* gegenübergestellt. Durch Kalk, seltener durch Kieselerde (Polymorphina, Nonionina) erhalten diese mehrkammerigen Schalen eine besondere Festigkeit und durch die Verschiedenheit der gegenseitigen Lagerung, der Ausdehnung und Verbindungsweise der Kammern entstehen mannigfaltige, mit dem leichter gebauten inneren Gerüste der Radiolarien an Formenreichthum wetteifernde Bildungen, wenn auch die ersten Zustände der Schale von der Oberfläche des Körpers ausgingen.

Viel complicirtere *Stützgebilde* entfalten sich bei den höchsten Rhizopoden, den *Radiolarien*.

Ein fast allen Radiolarien zukommendes, wenn auch oft wenig in die Augen fallendes Stützorgan wird durch eine Schalenbildung vorgestellt, welche bei den höher differenzirten Formen in die Mitte des Körpers zu liegen kommt und daher den Namen »Centralkapsel« erhielt. Eine dem Chitin verwandte Substanz setzt als Ausscheideproduct des Protoplasma die Kapsel zusammen. In den einfacheren Zuständen umschließt dieses Gebilde den größten Theil des protoplasmatischen Leibes, der an einer weiteren Öffnung mit der Außenwelt communicirt, hier seine Pseudopodien entsendet und auch über die Außenfläche der Kapsel sich erstreckt. In diesen Formen besteht noch ein engerer Anschluss an gewisse Monothalamien.

Fig. 5.



Rhizophana trigonacantha. c Centralkapsel, streifig. n Kern. (Nach R. Hertwig.)

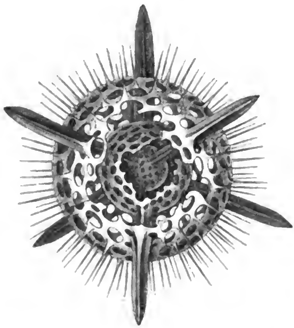
Der Umfang der Centralkapsel ist in Vergleichung mit dem Gesammtvolum des Körpers sehr variabel. Oft umschließt die Kapsel den größten Theil des Protoplasmaleibes, bei anderen wieder ist sie von reich differenzirten Theilen umgeben, lagert verborgen im Inneren. Ihre seltener aus zwei Schichten gebildete Wand kann außer der erwähnten einfachen Öffnung deren mehrere besitzen, durch welche dann das Protoplasma ähnlich wie im ersten Falle nach außen communicirt. Fehlen größere Öffnungen, so bestehen zahlreiche außerordentlich feine Poren, welche als Communicationen des äußeren und des inneren Protoplasma die gleiche Bedeutung besitzen.

Die Gestalt der Centralkapsel wird vielfach von den Skeletbildungen beeinflusst, die weiter nach außen hin dem Radiolarienleibe zukommen und sich von da auch in die Kapsel erstrecken können. Diese fehlen nur wenigen gänzlich (Thalassicolla, Thalassolampe, Collozoon). Das Material der Skeletgebilde bildet in größter Verbreitung Kieselerde. Nur bei den Acanthometren bestehen die Skelettheile aus einer organischen Substanz, die mit jener des Achsenfadens der Pseudopodien der Heliozoen übereinzustimmen scheint. Damit verknüpfen sich die Pseudopodien mit Skeletgebilden, und die letzteren sind, so weit sie radiäre Anord-

nungen zeigen, von ersteren ableitbar, wie denn auch Protoplasma die mannigfaltigen nach außen ragenden Skelettheile überkleidet.

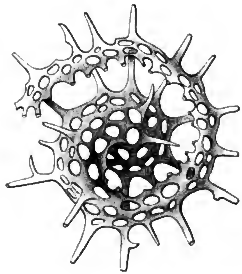
Einzelne zerstreute, nadelförmige Kieselstücke bilden die ersten Andeutungen dieses festen Skelets bei den Colliden und Polyzoen. Sie liegen außerhalb der Centralkapsel frei im Protoplasma oder in dessen gallertigem Differenzirungsproducte. Bei einzelnen gehen sie, ohne fest verbunden zu sein, in radiäre Anordnung über. Durch Verbindung der radialen Stacheln in gleicher Entfernung durch tangential verlaufende Stäbe entstehen kugelige, gitterförmig durchbrochene Gerüste (Fig. 6), deren radiäre Elemente bis in die Centralkapsel reichen, in deren Mitte sie an einander schließen oder hier auf andere Art verbunden sind. Durch mehr unregel-

Fig. 6.



Skelet eines Radiolars (Actinomma asteracanthion). Zwei concentrisch angeordnete durchlöcherte Schalen sind an einer Stelle durchbrochen dargestellt, um eine dritte sichtbar zu machen. (Nach E. Haeckel.)

Fig. 7.



Skelet von Lithelius primordialis, von der Oberfläche gesehen, um den Übergang der inneren Windung der Rindenschicht in den zweiten Umlauf zu zeigen. (Nach R. Hertwig.)

mäßige zwischen den Radiärstacheln liegende feinste Balkennetze kommen schwammförmige Gerüste zu Stande. Scheiben- und korbförmige Skelete sowie solche in spiraliger Anordnung (Fig. 7) erhöhen den unendlichen Reichthum der Formen. Dieser Apparat unterscheidet sich aber von jenem der Foraminiferen dadurch, dass er, dem ganzen Organismus gleichartig zugetheilt, ein mehr einheitlicher ist und seinen Zuwachs bei den regulären Formen von der gesammten Peripherie empfängt. Die Kugelform bildet den Grundtypus, der auch bei jenen nur scheinbar sehr abweichenden Skeletformen in der ersten Gerüstbildung zum Ausdruck kommt.

An die einfachsten Gehäusebildungen der Rhizopoden, die wir als Abscheidungen der Oberfläche des Protoplasmaleibes erkannten, lassen sich ähnliche Befunde der *Infusorien* anknüpfen, von denen viele Gehäuse besitzen. Doch besteht der Unterschied, dass die abscheidende Oberfläche nicht nur Protoplasma ist,

sondern die einen Sonderungszustand desselben vorstellende Corticalschicht des Leibes. Die Gehäusebildung der Infusorien findet sich vorzüglich bei festsitzenden Formen. Sie besteht in der Abscheidung einer anfänglich weichen, allmählich erhärtenden Substanz, die meist becherförmig den Körper bis auf eine der Communication mit der Außenwelt dienende Stelle umgiebt. Von der bloßen Cuticularbildung, die bei größerer Festigkeit der differenzirten Schicht zur Panzerbildung hinleitet, unterscheiden sich diese Gehäuse durch ihre Ablösung von dem größeren Theile ihrer Matrixfläche. Die Genese ist jedoch für beide Gebilde dieselbe. Sie liegt auch der bei den Infusorien weit verbreiteten Encystirung zu Grunde. Die unbeweglichen Stiele der Epistylis und die äußere Schicht der contractilen Stiele von Vorticellinen und Carchesinen müssen als solche cuticulare Differenzirungen gelten, die einen hohen Grad von Elasticität besitzen. Durch diese Eigenschaft bewirken sie das Emporschnellen, nachdem das Myophan im Inneren des Stieles den letzteren spiralig zusammengezogen hatte. Die Gehäuse sind bald weich, bald fester, membranös. Einige zeichnen sich durch Aufnahme von Fremdkörpern, verkittete Sandkörnchen etc. aus. Gehäuse besitzen die Gattungen Vaginicola, Tintinnus u. a. Bei Stentor kommen sie in einzelnen Fällen vor. Auch gitterförmig durchbrochene Schalen sind beobachtet (Dictyocyrta) und noch viele andere Zustände, die wir hier übergehen.

§ 21.

Im Weichkörper vieler Protozoen finden sich außer den schon aufgeführten Sonderungsproducten des Protoplasma noch mancherlei andere Gebilde, welche gleichfalls aus dem Protoplasma hervorgingen, und auch an der Körperoberfläche ergeben sich noch manche Sonderungen. Unter den letzteren spielt eine Gallertschicht eine bedeutende Rolle bei den *Radiolarien*. Sie umgiebt bei vielen als eine oft sehr mächtige hyaline Schicht das extracapsuläre Protoplasma und wird von den Pseudopodien des letzteren radiär durchsetzt. Da sie eine ziemliche Consistenz besitzen kann, vermag sie als Stützorgan zu fungiren. Von den im Inneren des Protoplasma vorkommenden Gebilden erscheinen Farbstoffe in Verbreitung in Gestalt von feinen Körnchen oder Tröpfchen besonders bei Polythalamien in den älteren Kammern gehäuft. Bei den Radiolarien ist vorzugsweise die Centralkapsel der Sitz von Farbstoffen mannigfacher Art. Auch im extracapsulären Protoplasma bestehen häufig Pigmenteinlagerungen, meist in der Umgebung der Centralkapsel, welche ganz davon umschlossen sein kann (Thalasicolla nucleata), aber auch weiter davon nach der Peripherie. Auch bei Infusorien sind in manchen Fällen Pigmentbildnngen beobachtet.

Endlich gehören hierher noch die meist farblosen, häufig aber bunt gefärbten Ölkugeln und Öltropfen der Radiolarien, welche großentheils im Protoplasma der Centralkapsel der Radiolarien vorkommen, aber auch extracapsulär nicht zu den Seltenheiten gehören. Wenn diese Gebilde, besonders da, wo sie ansehnlicheren Umfanges sind, als hydrostatische Apparate fungiren mögen, so sind sie doch auch noch vom Gesichtspunkte ihrer Genese wichtig, indem sie sich als

Producte des Stoffwechsels des Organismus darstellen. In dieselbe Reihe stellen sich auch jene Pigmentbildungen, die zum Theile wenigstens gleichfalls fettartiger Natur sind. Sie sind wie die indifferenteren Abscheidungen, die in der Gallerte vorliegen, oder wie die mannigfachen Schalen und Skeletgebilde, Zeugnisse für die Lebensthätigkeit des Protoplasma, aus dem sie hervorgingen, und für die Mannigfaltigkeit des Haushaltes des Organismus.

Während diese Theile dem Organismus angehören, sind andere davon auszuschließen, als welche besonders der sogenannten »gelben Zellen« Erwähnung zu geschehen hat. Diese im extracapsulären Protoplasma einer großen Anzahl von Radiolarien vorkommenden Zellen sind als selbständige, dem Pflanzenreiche angehörige Organismen (einzellige Algen) erkannt, welche im parasitischen Zustande existiren (*Symbiose*). Ähnlich verhalten sich die »grünen Körner« mancher Amöben, sowie mehrerer Infusorien (Paramaecium, Stentor, Stylonychium und Vorticellinen), die lange Zeit als Chlorophyllkörner galten. Das fast constante Vorkommen solcher Organismen in anderen gründet sich wohl auf wechselseitige Vortheile und unterscheidet sich dadurch vom reinen Parasitismus im engeren Sinne. Von solchen Vortheilen, welche die »grüne Körner« besitzenden Infusorien genießen, ist einer erwiesen. Er gründet sich auf die durch das Chlorophyll vermittelte Sauerstoffausscheidung, durch welche dem Organismus die Existenz in sauerstoffarmem Wasser ermöglicht wird. Jene durch die Symbiose an einen anderen Organismus geknüpften Wesen treten dadurch in mehr physiologische Beziehungen zu demselben und lassen sich von dieser Seite her als Organe betrachten. Nicht allgemein ist die grüne Färbung der Infusorien von jenen grünen Körnern abhängig, denn bei einer Vorticelle ward jener Farbstoff in diffusem Zustande beobachtet (ENGELMANN).

§ 22.

Eine Abscheidung von Flüssigkeit im Inneren des Protoplasmaleibes macht sich in großer Verbreitung bemerkbar durch Hohlraumbildungen, Vacuolen. Solche Räume kommen ziemlich allgemein den Rhizopoden zu und können, durch reichlicheres Auftreten das Protoplasma in dünnen Lagen zwischen sich vertheilend, dem gesammten Körper sogar eine spongiöse Beschaffenheit verleihen. Bei den *Heliozoen* sind solche Vacuolen in regelmäßiger Anordnung in der mächtigen Corticalschicht vertheilt. Unter den *Radiolarien* finden sie sich selten im Protoplasma der Centralkapsel (Thalassolampe), verbreiteter dagegen außerhalb der Kapsel, in dem die Gallertschicht durchsetzenden Protoplasma (bei Colliden und Sphärozoen). Sie scheinen dann der Gallertschicht anzugehören, sind aber in Wirklichkeit von einer dünnen Protoplasmaschicht umgeben. Sie stellen sich als kuglige Gebilde dar (Eiweißkugeln), da ihr flüssiger Inhalt eine schwache Eiweißlösung ist. Durch ihre Zahl wie durch ihren Umfang haben sie am Körpervolum einen bedeutenden Antheil. In mehrfachen concentrischen Serien treffen sie sich bei Thalassicolla.

Die Vacuolen mancher Rhizopoden sind veränderlicher Natur. Ihr Umfang wird von dem sie umgebenden Protoplasma beeinflusst; bei der Contraction des letzteren verschwinden sie. Die Contraction des die Vacuolenwand darstellenden Protoplasma erfolgt dann meist sehr langsam, und ebenso langsam tritt die

Bildung einer neuen Vacuole auf, indem Flüssigkeit an einer Stelle im Protoplasma sich ansammelt. Langsam sich ausbildende Vacuolen entstehen bei den Heliozoen.

Mit ihrem beständigen Vorkommen verknüpft sich schon bei den Rhizopoden eine Ausbildung ihrer Function, und die Folge der Expansionen und Contractionen ist häufig eine regelmäßige, rhythmische, der Systole und Diastole eines Herzens ähnlich. Solch **contractile Vacuolen** finden sich bei Amöben (Difflugia und Arcella). Sie nehmen dabei eine mehr oberflächliche Lage ein. Das in den Vacuolen sich sammelnde Fluidum stammt aus dem Körperprotoplasma und wird bei der Contraction der Vacuole entweder dahin zurückgetrieben oder nach außen entlehrt. Letzteres ist durch die Wahrnehmung feiner nach außen gehender Communicationen wahrscheinlich geworden, doch bestehen auch andere Annahmen.

Die Zahl dieser Gebilde ist sehr wechselnd. Bei *Infusorien* spielen sie eine große Rolle, und zeigen sich bei manchen im Wechselspiele, wobei auch canalartige Räume von ihnen ausgehen können, in welche der Vacuoleninhalt eintritt und im Körper vertheilt wird. Wie auch die Action meist eine rasche ist, so liegt auch im Übrigen eine Weiterbildung der oben erwähnten einfachen Befunde vor. Paramaecium, Bursaria, Spirostomum liefern Beispiele.

§ 23.

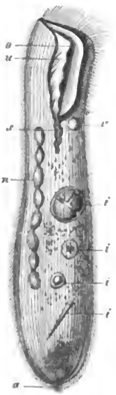
Die Erhaltung des Lebens der Protozoen knüpft sich an die Nahrungsaufnahme, durch welche mancherlei Veränderungen der Organisation entstehen. Das Protoplasma spielt auch hier wieder die wichtigste Rolle.

Bei peripherisch nicht differenzirtem Körper kann die Nahrungsaufnahme an jeder Körperstelle vor sich gehen. So verhalten sich die *Rhizopoden*, vor Allem die Amöben. Die Nährstoffe werden hier von der weichen Körpersubstanz umflossen, oder von den protoplasmatischen Fortsätzen des Körpers, den Pseudopodien, umhüllt. Beiden Fällen liegt ein und dieselbe Erscheinung zu Grunde. *Jede Stelle im Protoplasma kann durch Einschließen und Verändern der Nahrungsstoffe als verdauende Cavität fungiren*, und an jeder benachbarten Stelle der Oberfläche können die unverdauten Substanzen wieder entfernt werden. Bei den Foraminiferen ist es das außerhalb des Gehäuses befindliche Protoplasma, von dem jene Nahrungsaufnahme mittels der Pseudopodien besorgt wird. Das Resultat der Nahrungsaufnahme kommt bei der Continuität des gesammten Protoplasma des Körpers auch den inneren Theilen zu Gute. Die Radiolarien bieten in so fern ähnliche Verhältnisse, als auch bei ihnen die Pseudopodien bei der Nahrungsaufnahme betheiligt sind und mit der Körnchenströmung des Protoplasma Nahrungstheile zum Mutterboden der Pseudopodien gelangen lassen. Bei den *Heliozoen* wird geformte Nahrung ins Innere des Körpers aufgenommen, die Pseudopodien sind dabei nur mittelbar thätig, indem sie die Beute an den Körper heranziehen und sie an beliebiger Stelle in das aus einander weichende Protoplasma der Rindenschicht eintreten lassen, von wo sie in die centrale Körpersubstanz gelangt. In Vergleichung mit den Rhizopoden besteht das Eigenthümliche, dass der aufzunehmende

Bissen nicht von ungeformtem Protoplasma der Pseudopodien umflossen wird, sondern direct in differenzirtere Leibestheile tritt.

Verhältnisse anderer Art ergeben sich bei den Acinetinen, bei welchen die pseudopodienartigen Fortsätze die Nahrungsaufnahme besorgen, indem sie wie Saugrüssel wirken. Die napfartig verbreiterten Enden der Pseudopodien legen sich an die in ihren Bereich gerathene Beute, die aus anderen Infusorien etc. besteht, und lassen die Körpersubstanz derselben wie durch eine Röhre in continuirlichem Strome in ihren Körper überfließen, wo sie in Form von Tröpfchen das Leibesparenchym erfüllt. Die Pseudopodien sind also hier ihrer höheren Differenzirung gemäß zu Organen der Nahrungsaufnahme geworden. Diese Einrichtungen knüpfen zwar auch an die von den Rhizopoden geschilderten Verhältnisse an, sind aber dadurch verschieden, dass discrete Körpertheile zur Nahrungsaufnahme dienen. Dadurch leiten sie zu den bei den *Ciliaten* unter den Infusorien bestehenden Einrichtungen, durch welche eine höhere Stufe repräsentirt wird. Es bestehen bei den Ciliaten nicht nur bestimmt organisirte Stellen zur Aufnahme, sondern auch bestimmte Stellen zur Ausscheidung des Unbrauchbaren. Jene Differenzirungen beschränken sich auf die Rindenschicht des Körpers, so dass jenseits derselben die Nahrungsstoffe in den nicht differenzirten Protoplasmarest des Körpers gelangen. Hier bilden sich für die Nahrungsballen temporäre Räume als verdauende Höhlen (Nahrungsvacuolen), deren häufig zu beobachtendes Zusammenfließen während der Bewegung des Protoplasma ihre vorübergehende Existenz zu erkennen giebt.

Fig. 8.



Condylostoma patans. *o* Cytostom. *u* undulirende Membran. *s* Schlund. *n* Kern. *v* Vacuole. *i* Ingesta. *a* After. (Nach STEIN.)

Die mit einer Mundöffnung (*Cytostom*) versehenen Ciliaten besitzen diese entweder in Form einer einfachen, oft nur während der Aufnahme eines Bissens wahrnehmbaren Spalte, oder die Mundöffnung zeigt sich nicht unmittelbar an der Oberfläche des Körpers, sondern im Grunde einer sehr verschieden gestalteten, zuweilen auch die Auswurfsöffnung aufnehmenden Vertiefung (Vorhof), deren Umgebung (Peristom) meist auch in der Form sich auszeichnet. Vom Munde aus erstreckt sich häufig ein röhrenartiger Abschnitt als Schlund (Fig. 8 *s*) ins Körperprotoplasma, und von da aus beschreibt der aufgenommene Bissen seinen Weg innerhalb der weichen Substanz des letzteren.

Die Lage und Form des Cytostoms ist außerordentlich verschieden. In vielen Fällen ist es nur während der Aufnahme von Nahrung wahrnehmbar und verschwindet nach dem Eintritte des Bissens im Parenchym. An dem röhrenförmigen Schlunde trifft sich zuweilen ein Wimperbesatz (Paramaecium aurelia und bursaria), eine undulirende Membran (Fig. 8 *u*), oder eine Auskleidung mit stabförmigen Zähnchen oder feinen Längsleisten.

Eine Auswurfsöffnung (*Cytopyge*) ist noch wenig ermittelt. Nur selten ist sie

eine bleibend abgegrenzte Öffnung, meistentheils nur während des Austretens unverdauter Nahrungsstoffe unterscheidbar (Fig. 8 *a*). Diese »Afterstelle« findet sich in der Regel am hinteren Körperende, doch vielfach wechselnd. Auch am vorderen Körperende kann sie vorkommen, so in der Nähe des Mundes (Stentor) und im Vorhofe (Vorticellinen und Ophrydien). Im Ganzen scheint hier mehr die Localisirung einer Function als die Ausprägung eines Organs zu bestehen.

Alle diese Befunde deuten darauf hin, dass dem Protoplasma verdauende Functionen zukommen. Die protoplasmatische Verdauung *ist eine Eigenschaft aller Protozoen, welche feste Nahrung aufnehmen.* Wo das Protoplasma unverändert die Oberfläche des Körpers darstellt, kann es überall der Aufnahme und der Veränderung der Nahrung dienen, wo dagegen Differenzirungen des peripherischen Protoplasma bestehen, bilden sich Einrichtungen zur Einleitung des Nahrungsmaterials ins protoplasmatische Körperinnere.

Bei manchen parasitisch lebenden Protozoen finden sich die Verhältnisse der Nahrungsaufnahme in Anpassung an die Lebensweise, die ihnen schon verändertes Nahrungsmaterial zuführt. Die Ernährung geschieht dann auf endosmotischem Wege durch die corticale Schicht des Körpers. Das ist der Fall bei den *Gregarinen* und manchen *Infusorien* (Opalinen).

§ 24.

Die bisher geschilderten Sonderungen am Protozoenkörper gingen vom Protoplasma aus, und mit diesem sind dadurch auch die mannigfachen Verrichtungen verknüpft, welche wir im Überblicke vorführten. In anderer Weise verhält sich das zweite, den Protozoenleib constituirende Gebilde, der Kern. Ist er auch für alle jene Vorgänge von Wichtigkeit, da seine Entfernung aus dem Körper ein Absterben des Organismus zur Folge hat, so kommt ihm doch noch eine besondere Bedeutung zu, nämlich bei der *Fortpflanzung.*

Bei den meisten Abtheilungen trifft sich der Kern in der oben erwähnten kugeligen Form, die auch da als eine primitive erscheint, wo er eine andere Gestaltung gewinnt und in Stäbchen- oder Bandform übergeht oder rosenkranzförmig sich darstellt (Infusorien, Fig. 8). Auch verästelte Formen können ihm hier zukommen. In seiner inneren Structur sind manche Besonderheiten bekannt geworden, die hier im Speciellen zu übergehen sind. Bei allen giebt sich eine Lebenserscheinung des Kernplasma zu erkennen, welche in molecularen Vorgängen beruhend die Anordnung der Theilchen in verschiedenen Zuständen darstellt. Der Kern ändert seine Structur nach den verschiedenen Zuständen seiner Thätigkeit bei der Fortpflanzung (*Karyokinese*). Sind auch die Einzelerscheinungen jener Veränderungen des Kernmaterials, wie sie in der *Mitose* sich kund geben, ziemlich genau bekannt, so fehlt doch noch das Verständnis der Bedeutung mancher Einzelerscheinungen.

Die Fortpflanzung geschieht in allgemeinster Verbreitung durch Theilung, und diese wird regelmäßig durch Kerntheilung vorbereitet. Unter den *Rhizopoden* erfolgt bei den Amöben die Theilung des Körpers bald im freien, bald im encystirten Zustande; ebenso auch bei den Heliozoen. Der Theilungsprocess stellt sich, mit der Encystirung verknüpft, in einem zusammengezogenen Zustande dar.

indem der seine besondere Structur verlierende Körper in eine größere Zahl von Theilproducten, jedes mit einem Kerne versehen, sich sondert. Die mit Geißeln versehenen Theilproducte stellen *Schwärmsporen* vor. Während bei der Zweitheilung die gleiche Structur mit dem Mutterorganismus auf beide Abkömmlinge übergeht, aber erst in einer längeren Frist bei fortgesetzter Theilung eine größere Nachkommenzahl erzielt wird, werden hier die einzelnen Zweitheilungen übersprungen und es bildet sich das Endergebnis einer längeren Folge von Zweitheilungen mit einem Male aus. Die Theilproducte wiederholen Zustände, wie sie bei flagellaten Protisten bestehen. Die einfache Theilung wie die Bildung von Schwärmsporen besteht auch bei Radiolarien, bei welchen die Centralkapsel sich gleichmäßig am Vermehrungsprocesse betheiligt. Sie wird in ebenso viele Portionen zerlegt als Theilproducte entstehen, also in zahlreiche bei der Bildung von Schwärmsporen, deren Körper aus dem Inhalte der Centralkapsel hervorgeht. Auch bei den Foraminiferen erscheint die Theilung in verschiedenen Formen. Die Entstehung von junger Brut im Inneren des mütterlichen Organismus erfolgt durch Sonderung von Protoplasmaportionen gemäß der Anzahl der vorhandenen meist zahlreichen Kerne. Der junge Organismus tritt alsbald mit der Ausbildung einer Schale in den Organisationszustand der Mutter ein.

Für die Fortpflanzung bildet die *Verbindung zweier Individuen* eine wichtige Einleitung, denn sie lässt die neuen Producte nicht mehr aus dem Materiale nur eines einzigen Individuums entstehen, und sichert damit die Erhaltung der Art. Dieser Vorgang besteht bei *Gregarinen*, und kommt in viel höherer Ausbildung bei *Infusorien* vor, wobei die Kerngebilde eine Hauptrolle spielen. Sie werden hier durch einen größeren oder *Hauptkern* (*Macronucleus*) und einen kleineren oder *Nebenkern* (*Micronucleus*) dargestellt, die auch mehrfach vorkommen können. Die beiden in Verbindung (*Copulation*) tretenden Individuen legen sich mit bestimmten Örtlichkeiten an einander und sind auf einer Strecke völlig vereinigt. Der Macronucleus geht früher oder später unter Fortsatzbildung eine Zerlegung ein, deren Producte sich aufzulösen scheinen. Der Micronucleus, meist spindelförmig, theilt sich gleichfalls, aber von diesen Producten bleibt eines erhalten, aus welchem *zwei Kerne* entstehen. Der eine bleibt dem Individuum, in welchem er entstand (*stationärer Kern*), während der andere in das andere Individuum übertritt (*Wanderkern*), so dass beide mit dem Wanderkern einen Austausch vollziehen. Darauf folgt eine Verschmelzung von stationärem und Wanderkern, und daraus geht in verschiedener Art wieder ein Haupt- und ein Nebenkern hervor, die nach Lösung der Copulation sich wie vorher verhalten. Die Copulation schiebt sich zwischen die Vermehrung durch Theilung ein, die nun wiederholt stattfinden kann. Durch die inneren Vorgänge bei der Copulation ist aber eine Regeneration des Kernapparates erfolgt.

Mit der Theilung steht die Vermehrung durch *Knospen-* und *Sprossbildung* in engem Connex, zumal auch dem Kern dabei die gleiche Bedeutung zukommt. Die *Differenz des Volums* jener Producte von denen der Theilung bildet das bedeutendste Kriterium. Übergangszustände fehlen auch hier nicht. Durch den

Vollzug der Ablösung vom Mutterkörper unterscheidet sich die Knospung von der Sprossung, bei welcher der Verband von längerer Dauer ist.

An diese Processe schließt sich eng die *Stockbildung* an, welche bei Protozoen aufs mannigfaltigste sich darstellt. Am meisten beruht sie auf Sprossung, oder auch unvollständiger Theilung. Die daraus entstandenen Individuen, Personen des Stockes (*Cormus*) stehen auf sehr differente Art im Verbande, und dieser kann bald nur temporär, bald dauernd sein. Die Bedeutung der Cormusbildung liegt in dem den Einzel-Personen daraus entspringenden Vortheile, welcher speciell in der Ernährung und im gemeinsamen Schutze hervortritt. Die Vereinigung einer Summe von Einzelnen zu einem Gemeinwesen bedeutet aber auch eine höhere Stufe, die durch das Ganze den Einzelnen gegenüber repräsentirt wird.

Über Protozoen s. O. Bütschli, Protozoen, neu bearbeitet in Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs. 1880—1889.

Entstehung des metazoischen Organismus.

§ 25.

Im Körper der Protozoen erkannten wir eine Differenzirung mannigfaltiger Gebilde, die alle aus dem Protoplasma oder vielmehr aus dessen chemisch-physikalischen Veränderungen hervorgingen, und kaum weniger bedeutungsvoll waren die Zustände, welche an dem als »Kern« aufgeführten Organe erscheinen. In dem letzteren und dem es umgebenden protoplasmatischen Leibe liegt aber das Allen Gemeinsame, welches, in indifferenterem Verhalten, jenen differenzirten Formen zum Ausgange dient. Solchen einfachen Zuständen begegnen wir aber auch in den über den Protozoen stehenden Organismen allgemein als Bestandtheilen des Körpers derselben Form. Wir heißen sie Zellen, und erkennen darin eine Verknüpfung der Protozoen mit der höheren Organismenwelt.

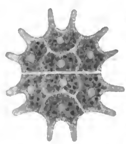
Wenn wir von »einfachen« Zuständen der Protozoen sprachen, und uns auch bei den Zellen darauf beriefen, so ist da nur die Beziehung zu complicirteren Organisationen zu verstehen, denn der Zellleib besteht ebenso wenig einfach aus Protoplasma als der Protozoenkörper. Wie am Protoplasma bestimmte Structur sich wahrnehmen lässt, so sind es auch der Einschlüsse mancherlei, welche als Sonderungen vorkommen, und von welchen das *Centrosoma*, ein zum Kerne Beziehungen besitzendes kleines Körperchen, nur erwähnt sein soll. Das frühe Stadium, in welchem die Forschung über diese Dinge noch sich befindet, erlaubt sie nur für eine weitergehende Structur jener Formbestandtheile als Zeugen zu betrachten, deren Bedeutung vielleicht erst dann voll hervortreten wird, wenn auch die Organisation der Protozoen über jene Zellbefunde befragt ist. So wird es denn auch noch als offene Frage anzusehen sein, ob z. B. der Nebenkern der Infusorien nicht auch hierher gehöre.

Unter den Lebenserscheinungen der Protozoen sind nicht wenige zu verzeichnen, welche auch für höhere Lebensformen von fundamentaler Bedeutung sind. Daran anzuknüpfen haben wir später öfteren Anlass, aber für eine bedarf es jetzt

schon einer näheren Inbetrachtnahme. Bei manchen Gregarinen z. B. ist der Körper in zwei, wenn auch ungleichwerthige Abschnitte geschieden. Es zeigt sich darin die Tendenz, einen neuen Theil hervorgehen zu lassen, der dem ursprünglichen wenigstens ähnlich ist. Ein höheres Ziel wird aber in der Stockbildung erreicht. Von den verschiedenen Seiten, welche diese der Betrachtung darbietet, dient jene dem hier zu verfolgenden Zwecke, welche uns in dem Stocke (*Cormus*) ein Individuum höherer Ordnung zeigt. Wie die Zahl der den Stock zusammensetzenden Einzelwesen (Personen) eine sehr verschiedene ist, so ist es auch die Beziehung der Personen zum Cormus. Bei den einen besteht eine größere, bei den anderen eine geringere Selbständigkeit der Person. Auch die Dauer des Verbandes der Personen zum Stocke bietet manchen Wechsel. Aber stets nimmt der Stock von der Person seinen Ausgang. Eine solche theilt sich und die beiden Producte der Theilung bleiben unter einander verbunden und rufen durch neue, weiter fortgesetzte Theilung eine größere Complication des Stockes hervor. Je größer die Selbständigkeit der einzelnen Personen ist, desto weniger sind die Existenzbedingungen an jene des Stockes geknüpft, und desto weniger innig ist der Verband der Personen. Aber ebenso umgekehrt.

Solche aus einzelnen, einer Zelle entsprechenden Personen zusammengesetzte, *in dauerndem Verbande bleibende Cormen* führen uns zu den über den Protisten stehenden Organismen. Wir sehen sie schon bei den niedersten Zuständen pflanzlicher Organismen. In nebenstehender Figur ist ein solcher Organismus in einem aus acht Zellen bestehenden Zustande dargestellt, der, aus Einer hervorgegangen, in einen größeren Complex übergehen kann. Ähnlich verhält es sich auch bei den niedersten Zuständen im Thierreiche. Wir heißen sie desshalb Metazoen (HAECKEL). Der Einzelperson oder der Zelle kommt hier die relativ geringste Selbständigkeit zu, nach Maßgabe ihrer Vermehrung, die ebenso wie die Stockbildung der Protisten von einer einzigen Person oder Zelle ausgeht.

Fig. 9.



Pediastrum granulatum. (Nach AL. BRAUN.)

Diese Zelle ist das Ei oder die Eizelle. Aus Protoplasma und Kern bestehend und ohne Membran, repräsentirt sie einen den Amöben ähnlichen Organismus, welcher wie diese auch Bewegungen auszuführen vermag, wie in nicht wenigen Fällen beobachtet wurde. Es ist eine für Metazoen fundamentale Erscheinung, *dass deren Organismus*, wie hoch er sich auch entfalten mag, *aus Einer Zelle hervorgeht*, und darin liegt die bedeutungsvolle *Verknüpfung mit der niedersten Organismenwelt, den Protisten,* und jener Formen derselben, die wir als *Protozoen* daraus sonderten. Der Ursprung jedes Metazoon ist also die Eizelle. Darin wiederholt der metazoische Organismus den protozoischen und verkündet zugleich, dass er aus einem solchen entstand. Wie aber Protistenstöcke durch Theilungen einer Zelle entstanden, so entstehen auch bei den Metazoen Zellverbände aus Theilungen der Eizelle. Im Dauerverbande bleibende Zellen bilden somit die *Formelemente* des metazoischen Körpers.

Mit der Theilung der Eizelle verliert der Organismus nicht seine Einheitlichkeit. Er besitzt sie wie in den späteren Zuständen, und die ersten Formelemente, wie sie in den Theilungsproducten sich darstellen, liegen nicht nur bei einander, sondern stehen auch unter sich durch Protoplasmabrücken in continuirlichem Zusammenhang. Dieses nur in einzelnen Fällen erkannte Verhalten ist für jene Einheitlichkeit von größter Bedeutung. Es setzt sich auch in spätere Zustände fort, theils in die Intercellularstructur der aus Zellen bestehenden Körperschichten, theils in den durch das Nervensystem vermittelten Zusammenhang verschiedener Gewebe.

Der Theilungsvorgang an der Eizelle wird auch als *Furchung* bezeichnet, weil in vielen Fällen die Trennung der Zellen von einander mit einer Furche der Oberfläche des Eies beginnt und sich auf diese Art scheinbar auch weiter fortsetzt. Durch die Theilung oder Furchung gehen erst zwei, dann vier, acht, sechzehn etc. Zellen hervor. Diese sind ursprünglich wohl alle gleichartig. In vielen Fällen tritt mit einer Differenz der Größe und der inneren Beschaffenheit der Theilungsproducte auch eine verschiedene Werthigkeit derselben auf, und es werden verschiedene Arten der Furchung unterscheidbar, die wir hier, wie wichtig sie auch sind, nicht zu betrachten haben. Es ist uns aber belangreich, dass jene verschiedenen Arten einander nichts weniger als fremd sind.

Wie in der Eizelle der Metazoen ein protistischer Zustand den Organismus wiederholt, so ist auch ihr Theilungsprocess eine Wiederholung von Vorgängen, deren einzelne Stadien wir im Bereiche der Protisten gegeben sehen. Der Organismus der Metazoen durchläuft diese Stadien im Beginne seiner Ontogenese. Wir erblicken also im Furchungsprocess eine Erscheinung, welche ihre Bedeutung nicht bloß in dem aus ihm hervorgehenden Organismus besitzt, sondern sich auch auf niedere Zustände bezieht. Aus diesen erklären wir die Furchung, indem wir sie als einen aus jenen protistischen Zuständen ererbten Vorgang betrachten.

Wir sagen also: der Organismus der Metazoen entwickelt sich aus einer Eizelle, weil er früher einmal in jenem einzelligen Zustande existirt hat, und: die Eizelle theilt sich im Furchungsprocesse, weil der Organismus früher solche Zustände, wie sie in den Furchungsstadien gegeben sind, besessen hatte, d. h. er bestand einmal je aus zwei, aus vier, aus acht Zellen etc. In dem oft sehr rasch verlaufenden Furchungsprocesse sind jene Stadien, die wohl lange Zeiträume bestanden haben mögen, zusammengezogen: der Organismus recapitulirt in seiner Ontogenese die phylogenetischen Vorgänge.

Diese Ableitung der Theilung der Eizelle der Metazoen lässt uns nicht übersehen, dass die Eizelle nicht ganz jedem Protozoenkörper vergleichbar ist, in so fern sie vor dem Beginne ihrer Theilung durch die *Befruchtung* eine namentlich den Kern betreffende Veränderung erfuhr. Für die Einzelvorgänge der Befruchtung auf die Lehrbücher der Entwickelungsgeschichte verweisend, sei hier nur hervorgehoben, dass auch unter den Protozoen ein Vorbild jenes Vorganges bei den Infusorien besteht (S. 42), dass aber mit der Befruchtung bei Metazoen nichts absolut Neues sich ereignet. Die Befruchtung schafft also keine Kluft zwischen Protozoen und Metazoen, sie bildet vielmehr eine neue Verknüpfung, und gerade die Art, wie jener Vorgang bei der Copulation der Infusorien sich darstellt, ist geeignet, auch für die Befruchtung die Anfangszustände zu erkennen zu geben.

Dass schon während des Furchungsprocesses eine *verschiedene Werthigkeit* von

dessen Producten besteht, ist durch mehrfache neuere Untersuchungen nachgewiesen worden, so dass also die Indifferenz jener Producte nur in beschränktem Sinne angenommen werden kann. Es wird aber damit die vorgetragene Bedeutung des Theilungsprocesses als eines palingenetischen Vorganges nicht widerlegt. Jene Stadien, in denen die einzelnen Theilproducte durch ihre Verfolgung in den späteren Organismus sich als Repräsentanten ganzer Organsysteme herausstellten, lehren uns, dass das dem Aufbaue jener Organsysteme dienende Material sich bereits frühzeitig, die Entwickelung verkürzend, in einzelnen Furchungszellen darstellt; nicht aber lehren sie, dass ganze Organsysteme einmal aus einer Zelle bestanden hätten.

§ 26.

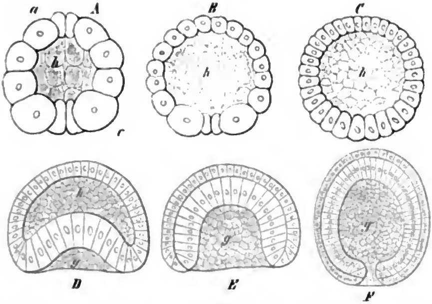
Der aus der Theilung der Eizelle entstandene Zellcomplex repräsentirt den Organismus der Metazoen. Die in demselben ausgesprochene Einheit bedingt ein Aufhören der völligen Selbständigkeit der Einzelzellen, welche gewissermaßen zu Bausteinen des neuen Körpers geworden sind, dessen Formelemente sie bilden. Im Dienste des Ganzen stehend, dem sie angehören, sind sie der höheren organischen Einheit, die durch sie gebildet wird, untergeordnet. Diese Unterordnung setzt der ursprünglichen Gleichheit ein Ziel. Schon aus der Art der Verbindung der Einzelnen zum Ganzen muss nothwendig auch eine verschiedene Werthigkeit der Zellen entstehen. Die Leistungen, welche sie für den Gesammtkörper vollziehen, werden verschiedene sein je nach der *Lage* oder der *Schichtung*, in welcher jene Formelemente sich befinden. *Daraus entspringt eine Theilung der physiologischen Arbeit.* Die Functionen, welche im Körper der Protozoen von dessen Gesammtheit wie von einer einzigen sehr differenzirten Zelle vollzogen werden, als Ausfluss des Lebens derselben, werden vom metazoischen Körper von je einem Theile der Zellensumme besorgt. Indem einige Zellen diese, andere jene Functionen übernehmen, vermag jede sich der Leistung vollständiger anzupassen. Damit beginnt ein neuer Weg zur Vervollkommnung des Organismus, den wir im Allgemeinen bereits oben betrachtet hatten.

Welcher Art die Anordnung der Zellen im primitivsten Zustande metazoischer Organismen war, ist wohl erschließbar aus ontogenetischen Stadien, welche bei den Metazoen auf den vollendeten Theilungsprocess der Eizelle folgen. Aber es ist nicht absolut sicher. Auch die Vergleichung dieser Befunde mit dem ausgebildeten Zustande mancher niederer Metazoen hat zu jener Erkenntnis die Hand geboten, so dass die Wahrscheinlichkeit für eine bestimmte Form wächst. Wir betrachten nun die Formveränderungen in den hauptsächlichsten Befunden.

Der Haufen von Furchungszellen, deren jede noch mehr oder minder die sphärische Gestalt besitzt, repräsentirt einen noch gleichartig zusammengesetzten Organismus, der, einer Maulbeere ähnlich, als *Morula* (HAECKEL) bezeichnet wird. Indem die Oberflächen der Zellen ihre Wölbungen verlieren und äußerlich eine mehr glatte Fläche entsteht, wird der Körper mehr einheitlich. Er umschließt einen Binnenraum, die Keimhöhle (Fig. 10 *A—D,h*), und stellt nun eine neue Form, die *Blastula* (HAECKEL), vor. Wir haben also einen sphärisch gestalteten Körper, aus einer Zellschicht, dem *Blastoderma*, vorgestellt, die eine Höhle umgiebt. Daraus geht nun ein zweischichtiger Körper hervor, dessen Entstehung aus dieser

Blastula verschieden sein kann. Die eine Art erfolgt durch Einstülpung (*Invaginatio*). Sie ist in nicht wenigen Fällen direct beobachtet und erfolgt dadurch, dass ein Theil des Blastoderm sich gegen die Keimhöhle einsenkt. Dieser Blastoderm-Abschnitt verdrängt immer mehr die Keimhöhle, indem er sich der die Oberfläche des Körpers darstellenden Zellschicht anlagert. Wir haben dann einen Organismus, der aus zwei Zellschichten besteht (Fig. 10 *E, F*), einer äußeren und einer

Fig. 10.



Einzelne Stadien der Bildung der Keimblase und der Gastrula von Amphioxus. (Nach HATSCHEK.)

inneren. Die innere Zellschicht wird als Entoderm (*Endoblast*) bezeichnet. Sie umschließt eine nach außen mündende Cavität, die primitive Darmhöhle (*g*). Die äußere Zellschicht ist das Ectoderm (*Ectoblast*). Beide gehen in der Umgebung der Mündung oder des Urmundes (*Blastoporus*, *Prostoma*) der primitiven Darmhöhle in einander über. Ein solcher Organismus wird als Gastrula bezeichnet. Eine seltenere Art der Entstehung eines zweischichtigen Körpers erfolgt durch Abspaltung (*Delaminatio*) des Entoderms vom Ectoderm. Die einschichtige Blastula geht dadurch ohne Einstülpung in eine zweischichtige über.

Die Entstehung der Gastrula durch Invagination zeigt vielfache, hier nicht zu erörternde Modificationen. Dagegen muss uns der ontogenetische Nachweis dieses Zustandes in den großen Abtheilungen des Thierreiches von höchster Bedeutung sein. Die Gastrula erscheint dadurch als Urform der Metazoen. Die von HAECKEL darauf gegründete Gasträatheorie vermag das Dunkel des phylogenetischen Zusammenhanges der einzelnen Thierstämme zu erleuchten. Sie bildet aber auch eine Verknüpfung mit den niedersten Lebensformen (den Protisten), indem sie aus Stadien hervorgeht, welche dort als selbständige Organismen erscheinen.

Wenn wir den Aufbau des einheitlichen Organismus der Gastrula aus einzelnen Formelementen, Zellen, sahen, denselben Gebilden, die bei den Protisten völlig selbständig existirten, so ist nicht zu verstehen, wie es komme. dass diese Zellen als Formelemente scheinbar noch selbständig sind denn so sind sie doch darstellbar und

dennoch im Dienste des Ganzen functioniren. Mit der Annahme, dass diese Abhängigkeit vom Gesammtorganismus durch den bloßen Contactverband bedingt werde, in welchem diese Zellen innerhalb des Organismus sich finden, wird nichts gewonnen, denn es wird damit nichts erwiesen, wodurch das einheitliche Zusammenwirken der getrennt und damit individuell existirenden Formelemente verständlich wird. Für die Lösung dieser Frage wären weitere Forschungen über die oben berührte Intercellularstructur ontogenetischer Entwickelungsstadien sehr erwünscht.

Die vorgeführten Formen der Gastrulabildung scheinen nicht die einzigen zu sein. Bütschli hat wahrscheinlich gemacht, dass das Gastrulastadium nicht immer aus jenem der Blastula hervorgehe. Ob nun Invagination oder Delamination oder eine andere Art jenen ersten metazoischen Organismus herstelle oder ob mehrfache Ausgangspunkte bestehen: die Hauptsache bleibt das Bestehen einer Doppelschicht, die wenigstens für die größere Zahl der Thierstämme den Gastrulazustand ontogenetisch noch wahrnehmen lässt. Dass für manche niedere Metazoenformen noch andere Modi zu Stande kommen, bleibt nicht ausgeschlossen.

Indem wir die Wesenheit der Gastrula außer den beiden Körperschichten in dem Besitze einer primitiven Darmhöhle erkennen, müssen wir noch den Blick auf vielzellige Organismen richten, welche gewissermaßen von jener Regel die Ausnahme vorstellen, indem ihnen eine Darmhöhle abgeht. Es sind dies parasitisch lebende Formen, welche in jenem Zustande wohl regressive Veränderungen erfuhren, so dass wir einer auf jene gegründeten Aufstellung von *Mesozoen* vorerst nicht beipflichten können.

Keimblätter.

§ 27.

In der Gastrulaform begegnen wir einem vielzelligen Organismus, dessen Körper aus Schichten zusammengesetzt ist. Wie auch die erste Entstehung dieser Schichten gewesen sein mag, so ergeben sie doch stets dasselbe Verhalten zum Körper. Aus der Verschiedenartigkeit der beiden Schichten in dieser Beziehung entspringen verschiedene Leistungen, und daraus geht ein verschiedenes morphologisches Verhalten derselben, d. h. ihre Differenzirung hervor.

Die äußere Schicht, das *Ectoderm*, bildet die Abgrenzung des Körpers gegen das umgebende Medium. Von daher wird es Eindrücke aufnehmen, Zustände der Umgebung dem Körper vermitteln. Indem von den Zellen des Ectoderms bewegliche Fortsätze, Wimperhaare oder Cilien hervorsprossen, durch deren Thätigkeit der Körper Ortsveränderungen vorzunehmen vermag, dient das Ectoderm der Bewegung. Anderer Art sind die Leistungen des *Entoderms*. Die von ihm umwandete Gastralhöhle empfängt durch ihre Mündung das Nahrungsmaterial, von den Zellen des Entoderms wird dieses aufgenommen und verändert, chemisch zerlegt, und daraus zur Erhaltung des Organismus brauchbare Stoffe gewonnen. Es äußert also das Entoderm vorwiegend vegetative Verrichtungen, die vollständiger sich darin zeigen, wenn dem Entoderm auch die Production der Keimstoffe obliegt. Dem Ectoderm kommen dagegen mehr die sogenannten animalen Leistungen zu.

Beide Körperschichten, mit differenten Leistungen betraut, erscheinen in Bezug auf den Gesammtkörper als *Organe*. Es sind die *ersten* und *ältesten* im metazoischen Körper.

Nur wenige Metazoen bleiben in diesem Zustande. Sie stellen die Gasträaden vor, während andere, wie die Spongien, sich relativ nur wenig von jenem Zustande entfernt haben. Da nun bei solchen die Leistungen beider Körperschichten genau bestimmbar sind, vermögen wir sie von daher auch für die Gastrula im Allgemeinen anzugeben, und finden in den bei höheren Zuständen eingetretenen Sonderungen die volle Bestätigung. Dieser Zustand erscheint als ein niederer in Vergleichung mit jenem, der daraus bei den übrigen hervorgeht. Für alle Thierstämme ist die Gastrulaform als ontogenetisches Stadium nachgewiesen, bald vollkommen klar, bald durch Modificationen verhüllt. Diese Modificationen können aber in den höheren Abtheilungen so weit gehen, dass der Gastrulazustand schwer erkennbar ist. Wichtiger als der Nachweis der Gastrula in allen Einzelheiten ist das Auftreten jener beiden Leibesschichten, des Ectoderms und des Entoderms in der ersten Anlage des Körpers der Metazoen. Diese Schichten finden sich in den gleichen Beziehungen bei Allen. Sie persistiren aber nicht mehr wie bei den Gasträaden in einheitlichen Verhältnissen, denn aus Ectoderm wie aus Entoderm geht ein unendlicher Reichthum von Neubildungen hervor.

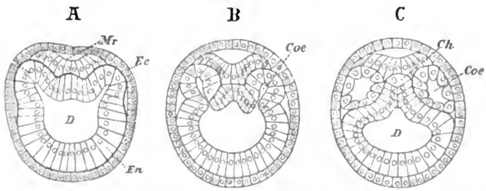
Die beiden primitiven Körperschichten der Metazoen stellen die Keimblätter vor, weil sie lamellenartig geformt die Keime des künftigen Organismus bilden, der sich aus ihnen entfaltet. Diese Keimblätter finden in der Gastrula ihr Verständnis. Wir betrachten sie als Erbstücke aus einem Gasträadenzustande.

Die beiden Keimblätter sind also, wie in der Gastrula, die ersten Organe. Aus ihnen entfalten sich aber neue Organe, und von solchen lässt jedes Keimblatt eine bestimmte Reihe entstehen. Dadurch werden die Keimblätter zu Primitivorganen, aus denen alle übrigen als secundäre Organe abstammen. Indem wir sehen, dass der die letzteren producirende Vorgang derselbe ist, wie jener, der in der Gastrula Ectoderm und Entoderm bildete, begegnen wir in der Entstehung der secundären Organe nur einer Fortsetzung des zur Gastrula führenden Weges. Dieser führt ebenso wieder von den Secundärorganen aus zur Entstehung noch fernerer Organgebilde. Aber allen diesen Vorgängen der Sonderung oder Differenzirung liegt die Theilung der physiologischen Arbeit zu Grunde, wie wir sie in einfacherer Art bereits in der Gastrula zum Ausdruck kommen sahen.

Unsere Voraussetzung des Gastrulazustandes als Ausgangspunkt für den Organismus der Metazoen wird durch jene ontogenetischen Zustände nicht widerlegt, in welchen größtentheils durch die Veränderungen, welche das Ei durch bedeutende Dotterentfaltung erlangt hat, der ganze Entwickelungsgang beeinflusst wird und der Nachweis des Urmundes etc. nicht so leicht gelingt. Es kommt bei diesen Fragen vielmehr auf die Beurtheilung der Keimblätter an. Die Erkenntnis der fundamentalen Bedeutung derselben, wie sie durch das gesetzmäßige Bestehen im ganzen Metazoenreiche und ihre eben so gesetzmäßige Sonderung in Organe entstehen muss, postulirt nothwendig die Beziehung der Keimblätter auf einen Organismus, in welchem sie die einzigen Organe bildeten. Damit ist schon die hypothetische Annahme der Gastrula gerechtfertigt, denn nur durch diese *Ableitung* wird die Existenz der Keimblätter erklärbar. Ganz unverständlich bleibt sie unter der entgegengesetzten teleologischen Auffassung, die ihre Existenz nur auf das aus ihnen Hervorgehende bezieht.

Zu den beiden ursprünglichen Keimblättern gesellt sich noch eine Bildung, welche sich von den ersteren ableitet. Wir treffen diese in zweierlei Zuständen. Einmal treten von beiden primitiven Keimblättern aus einzelne Formelemente in den anfänglich von der Furchungshöhle eingenommenen Zwischenraum, eine besondere Schicht, das Mesenchym (HERTWIG), vorstellend, aus welchem wieder eine Sonderung von Organen erfolgt. Während hier einzelne Zellen in allmählicher Lösung aus einem Schichtenverbande eine neue Körperschicht entstehen lassen, geht eine solche im zweiten durch Abspaltung eines Theiles des inneren Keimblattes oder des Entoderms hervor. Sie wird als *mittleres Keimblatt* oder Mesoderm unterschieden. Die niedersten Zustände dieser bei Wirbelthieren am genauesten erkannten Keimblätter können vermuthen lassen, dass ihnen hier gleichfalls eine Organbildung zu Grunde lag, die als entodermale Ausstülpung sich darstellt (Fig. 11 *A*, *B*). Allein manche Sonderungsproducte, vorzüglich die Körpermuskulatur, macht es viel mehr wahrscheinlich, dass in jener Anlage bereits ein *cänogenetischer* Zustand obwaltet. Die Producte jener Ausstülpung, die Cölomsäcke

Fig. 11.



A, B, C Querschnitte durch Amphioxuslarven zur Darstellung der ersten Körperdifferenzirung. *Ec* Ectoderm. *En* Entoderm. *Mr* Medullarrinne. *D* Darm. *Ch* Chorda. *Coe* Cölom. (Nach HATSCHEK.)

(Fig. 11 *B*, *C*, *Coe*), sehen wir also nicht als einmal bestimmte Organe repräsentirende Bildungen an. Bei den Cranioten ergiebt sich die Mesodermentstehung im Anschlusse an den oben vorgeführten Zustand. *Das Mesoderm ist aber desshalb kein den beiden anderen Keimblättern ebenbürtiges Gebilde*, man kann es zwar gleichfalls als ein »Primitivorgan« auffassen, in so fern von ihm andere Organe entstehen, aber es ist nicht in dem Sinne ursprünglich wie Ectoderm und Entoderm, da es in der vorhin beschriebenen Weise keine allgemeine Verbreitung besitzt. Zwischen den verschiedenen Mesodermzuständen in den großen Abtheilungen besteht auch keine vollkommene Homologie, was wieder auf die beiden ersten Keimblätter zurückwirkt. Ist von diesen in dem einen Zustande eine bestimmte Organbildung dem Mesoderm abgetreten, die in einem anderen Organismus vom Ecto- oder Entoderm besorgt wird, so finden diese mit den ersten verglichen sich nicht mehr in dem völlig gleichen Werthe.

Aber auch unter diesen verschiedenen Beziehungen zum Mesoderm bleibt den beiden ersten Keimblättern ihre fundamentale Bedeutung für die Genese der vornehmsten Organsysteme bewahrt. Auch beim Bestehen eines Mesoderms kann

eine Mesenchymbildung vorkommen, so dass zwischen Ecto- und Entoderm zweierlei Gebilde bestehen, die durch die Abstammung ihrer Formelemente verschieden sind.

Organe und Gewebe.

§ 28.

Durch *Differenzirung der Keimblätter* entstehen ontogenetisch die Organe, wie sie phylogenetisch nach dem oben beschriebenen Principe der Arbeitstheilung sich sonderten. Aus der Art ihrer Entstehung und der Verschiedenartigkeit der Leistung geht ihre Besonderheit bezüglich der Lage und Verbindung, der Form und des Umfanges, sowie der feineren Beschaffenheit hervor. Indem die Sonderung der Organe, so weit sie in den Rahmen unserer Aufgabe gehört, bei den Organen selbst zur Betrachtung gelangt, haben wir hier uns noch einen Vorgang an den Keimblättern vorzuführen, welcher bei der Organbildung zu größter Bedeutung gelangt.

Schon mit der Entstehung der Keimblätter ist das sie darstellende Zellenmaterial aus dem indifferenten Zustande getreten. Es zeigt damit den Beginn eines Processes, welcher mit der fortschreitenden Sonderung der Organe aus den Keimblättern auf immer höhere Stufen gelangt. Dieser *an den Zellen* sich äußernde Vorgang führt zur Entstehung der *Gewebe*. Als solche erscheinen nun aus Zellen, resp. Complexen von solchen, hervorgegangene *Bestandtheile von Organen, in welchen die Zellen, nach der verschiedenen Art des Gewebes, eine verschiedene Veränderung erfahren.*

Dieser Sonderungsvorgang beruht wiederum auf einer Arbeitstheilung, welche von jener in den Organen zum Ausdruck gelangenden beherrscht wird. Für das Verständnis der geweblichen Sonderung liefern die Protozoen die breiteste Grundlage, da bei diesen dieselben Vorgänge wie bei der Entstehung der Gewebe (*Histogenese*) zur Erscheinung kommen. *Was dort von einer einzelnen Zelle geleistet wurde, das vollführen hier Zellcomplexe.* Es ist aber dasselbe Protoplasma der Zellen die Quelle des Differenzirungsvorganges der Gewebe, wie es bei den Protozoen das Protoplasma des einzelligen Organismus war, von dem aus Sonderungsproducte entstanden. *Es kommt somit in den Geweben nichts* absolut *Neues zum Vorschein.*

Die Arbeitstheilung der Zellen bei der Gewebebildung beruht darin, *dass von den vielseitigen Differenzirungspotenzen des Protoplasma nicht alle an jeder Zelle sich zeigen*, sondern jeweils nur eine bestimmte Richtung der Differenzirung sich kund giebt. In diese kann sogar das gesammte Protoplasma einer Zelle übergehen, die ganze Zelle geht dann in den Sonderungsvorgang auf. Darin liegt eine nicht unwichtige Verschiedenheit vom Verhalten der Protozoen, und es zeigt sich darin die völlige Unterordnung der Zelle unter den Gesammtorganismus der Metazoen. Bei vielen Geweben erhalten sich mehr oder minder beträchtliche Reste des Protoplasmaleibes der Zelle neben den Producten der Sonderung. Indem aber die letzteren einer einseitigen Thätigkeit der Zelle entsprangen, erreichen sie vielfach

eine höhere Stufe als bei den Protozoen, und diese reflectirt sich am gesammten Organismus. Wie in den aus Summen gleichartiger Zellen sich zusammensetzenden Keimblättern die erste Bedingung zur Vervollkommnung des Organismus gegeben ist, so liegt die zweite in der Sonderung jener Zellen zu Geweben beim Aufbau der Organe, die aus den Keimblättern hervorgehen.

Mit der einseitigen Differenzirungsthätigkeit der Zellen werden zwar andere Lebensäußerungen dieser Formelemente unterdrückt, und gehen scheinbar dem Organismus verloren, allein dieser findet reichen Ersatz an den Differenzirungen, die wieder von anderen Formelementen ausgehen. Die höhere Potenzirung endlich, die an allen jenen Producten der Differenzirung auftritt, lässt den ganzen Vorgang zum Vortheil des Gesammtorganismus gereichen.

§ 29.

Da die Gewebe aus den Formelementen der Keimblätter, diese aber aus der Eizelle hervorgingen, durch eine fortgesetzte Theilung der letzteren, repräsentirt die *Eizelle* einen Zustand der Indifferenz. Dieser hat jedoch nur mit gewisser Beschränkung seine Geltung. Erstlich kommt schon der Eizelle eine bestimmte Differenzirung zu, darin erweisen sich wiederum cänogenetische Instanzen, die sogar dahin führen konnten, dass die Bedeutung des Eies als Zelle von Vielen verkannt wurde. Wie sie meist schon durch ihr Volum vor anderen Formelementen des Organismus sich auszeichnet, so ist ihr Protoplasma vielfach von differenzirten Bestandtheilen durchsetzt. Sie bilden, indem man die gesammte den Kern umschließende Zellsubstanz in der Eizelle als Dotter bezeichnete, die Dotterelemente. Diese sind also vom Protoplasma selbst differente Gebilde. Ihre große Mannigfaltigkeit, verschieden nach den Thieren, denen sie zugehören, verbietet die Annahme eines indifferenten Zustandes der Eizelle, wenn diese auch aus einem solchen Zustande hervorging. Aber selbst da, wo die Eizelle jener sie auszeichnenden Merkmale entbehrt, ist die Annahme einer absoluten Indifferenz ungerechtfertigt, denn es liegt in der Eizelle die *Potenz* eines bestimmten Organismus, zu welchem sie das Material zu liefern hat, eine Potenz, die anderen indifferenten Zellen nicht zukommt. In dieser Hinsicht repräsentirt also die Eizelle ein potentiell differenzirt zu betrachtendes Formelement, ebenso wie sie sich mit Bezug auf ihre Einheitlichkeit im Gegensatze zu den aus ihr hervorgehenden Zellen noch indifferent verhält.

Darin besteht kein Widerspruch mit der oben bei der Vergleichung der Eizelle mit einem einzelligen Protozoenorganismus gegebenen Auffassung der ersteren. Dort handelt es sich um die Beziehung zu niederen, hier um eine solche zu höheren Zuständen. Wie sie mit den ersteren eine Reihe von Eigenschaften theilt und von daher als ihnen gleichartig gelten durfte, so ist sie von jenen wiederum durch latente Eigenschaften, die erst an ihren Abkömmlingen kund werden, verschieden.

Ähnliches gilt auch von vielen Zellen im ausgebildeten Organismus. Wenn wir sie als indifferente bezeichnen, obschon sie bestimmten Geweben zugetheilt sind, so ist das wieder nur in relativem Sinne zu nehmen, und zwar in so fern ihr Protoplasma noch nicht in einer bestimmten Weise verändert ist. Mit Bezug auf

das Gewebe jedoch, dem sie zugehören, besteht auch in ihnen eine bestimmte Potenz, die sie von anderen ähnlich indifferent erscheinenden unterscheiden lässt. —

Durch die Differenzirung der Gewebe werden im ausgebildeten Organismus die Functionen der Zellen auf jene übertragen, die aus Zellen hervorgingen. In den Geweben vollziehen die Zellen ihre Functionen zunächst für das Gewebe und dadurch mittelbar für das bezügliche Organ und den Gesammtorganismus.

Die Gewebe zerfallen nach dem Verhalten der Zellen in größere Abtheilungen, die als Epithelgewebe, Stützgewebe, Nerven- und Muskelgewebe zu unterscheiden sind. Die beiden ersteren bilden eine niedere Abtheilung, die man als vegetative Gewebe von den beiden anderen, den animalen Geweben unterscheiden kann (Leydig).

Der Unterschied beider Gruppen liegt in der Art der Differenzirung. Die *Differenzirungsproducte* der ersten verhalten sich mehr passiv zum Organismus, indess die der anderen in die Äußerung der Lebenserscheinungen des Organismus selbstthätig eingreifen. Die vegetative Gewebsgruppe oder ihr analoge Gewebe finden außerdem ihre größte Verbreitung im Pflanzenreiche, indess die animale in letzterem fehlt und die für die Thiere charakteristischen Einrichtungen liefert. Alle anderen sonst noch unterschiedenen Gewebe sind entweder gar keine selbständigen Gewebe, sondern zusammengesetztere, aus Bestandtheilen verschiedener Gewebe bestehende Bildungen. Im ersten Falle sind es den einzelnen oben aufgeführten Kategorien unterzuordnende Gewebsformen oder sogar bloße Bestandtheile von solchen.

Jene Gewebsabtheilungen sind nicht nur nach ihrer functionellen Bedeutung, sondern auch nach ihrer Entstehung von einander verschieden. Wie die Eizelle den ältesten Zustand darstellt, so das aus ihr entstehende Blastoderm den ältesten Zustand eines Gewebes in Form eines *Epithels*. Das Epithelgewebe ist somit phylogenetisch die älteste Gewebsform, wie es ontogenetisch die erste ist. Indem diese Gewebsform sich auch noch in den Keimblättern erhält, von welchen die übrigen Gewebe abstammen, sind die mannigfachen Epithelialgebilde des Organismus vielartig umgestaltete Nachkommen der ersten Keimblätter.

Die Erscheinungen am *Epithelgewebe* weisen in ihren Anfängen auf schon bei Protozoen vorhandene Vorgänge. Die *Abscheidung*, als chemisch-physikalische Umwandlung von Protoplasma, wie sie sich bei den Metazoen in der Cuticularbildung der Epithelien oder in der Thätigkeit der Drüsenzellen zeigt, ist ein bei den Protozoen verbreiteter Vorgang, aus welchem eine Menge von Gebilden entsteht.

Auf die abscheidende Thätigkeit der Zellen gründet sich auch die Entstehung des *Stützgewebes*, mindestens jener Formen desselben, in welchen den Intercellularsubstanzen in ihrer verschiedenen Beschaffenheit eine Rolle zukommt. Der Aufbau des gesammten Skeletes der Wirbelthiere leitet sich von jener abscheidenden oder secretorischen Thätigkeit des Protoplasma der Formelemente des Stützgewebes ab.

Das in seinen ersten Sonderungen mit dem ectodermalen Epithel verknüpfte *Nervengewebe* hat bei den Protozoen in dem Protoplasma nicht minder seinen Urzustand, da dieser nicht bloß mit Empfindung begabt, sondern auch Willensimpulse zu äußern und Reize zu leiten im Stande ist. Diese Eigenschaften sind es, welche im Nervengewebe zu höherer Specification gelangen.

Die Contractilität des Protoplasma als Gesammterscheinung leitet zum *Muskelgewebe*, an welchem der Vorgang der Zusammenziehung durch moleculare Verschiebung

in anderer, bestimmterer Art Platz greift. Aber auch dieser Zustand ist bei Protozoen zur Entstehung gelangt, wir begegnen ihm in den Myophanen, welche ein den Muskelfibrillen auch in der Function adäquates Sonderungsproduct des Protoplasma vorstellen.

So geben die Gewebe ihre ersten Zustände in Vorgängen am Protoplasmaleibe der Protozoen kund. Die hier an dem Äquivalente einer einzigen Zelle vereinigte Äußerung differenter Processe kommt mit der Vielzelligkeit des Metazoenkörpers auf bestimmte Zellcomplexe zur Vertheilung und in dieser liegt der Grund der Ausbildung zu bestimmten Geweben. Die Zelle hat die Vielseitigkeit ihrer Functionen verloren zu Gunsten einer einzigen, welche damit auf eine höhere Ausbildungsstufe gelangt. Während bei den vegetativen Geweben das Protoplasma noch seine ursprüngliche Beschaffenheit für die Function der Abscheidung oder Secretion wirksam erscheinen lässt und demgemäß eine niedere Stufe repräsentirt, sind es bei den animalen Geweben Sonderungsproducte des Protoplasma, denen die specifische Leistung übertragen wird, und es ist nicht mehr das Protoplasma selbst in jener Richtung wirksam. Eine Vermittelung hierzu bietet das Stützgewebe, in so fern dessen Abscheideproducte gleichfalls die Function übernehmen, aber diese ist mehr passiver Art und dadurch von jener der animalen Gewebe wesentlich verschieden.

Wie die Organbildung, erfolgt auch die Sonderung der Gewebe in bestimmter regelmäßiger Art. Indem wir wahrnehmen, dass beim ontogenetischen Aufbaue der Organe dasselbe Zellenmaterial das gleiche Gewebe liefert wie bei der Ontogenese eines anderen Individuums derselben Art, und indem wir diesen Vorgang jeweils als einen innerhalb der weiteren Abtheilungen des Thierreichs übereinstimmenden treffen, erkennen wir auch darin das Walten der *Vererbung*. Sie ist es, welche die gewebliche Differenzirung der Organe in den einzelnen Abtheilungen in gleichartigem Vollzuge erhält.

Es ergiebt sich aber auch an den einzelnen Geweben eine stufenweise Veränderung sowohl innerhalb der Thierabtheilungen als auch zwischen denselben. Das Stützgewebe erfährt mancherlei Modificationen seiner Formelemente, wie seiner Intercellularsubstanz; am Nervengewebe bieten sich vielerlei niedere und höhere Zustände dar, und nicht minder treffen wir solche am Muskelgewebe, bei welchem uns sogar überaus differente Befunde in den Extremen begegnen. Alle diese eine Ausbildung vorstellenden Veränderungen der Gewebe werden von *Anpassungen* ableitbar, von Einwirkungen, die der Organismus erfährt, und die wie an den Organen auch an den Geweben derselben Modificationen hervorrufen. Auch diese haben wir uns mit einfachen Anfängen, in langen Zeiträumen an vielen Generationen nur successive zur Geltung gelangend uns vorzustellen. Einen Theil dieses weiten Weges der geweblichen Ausbildung zeigt uns noch die Ontogenese der Gewebe. Wenn sie uns bei den Vertebraten die Nervenfasern in ihrer ersten Sonderung als bloße Fortsätze von Nervenzellen darstellt, die erst nach und nach ihren Markbelag empfangen, so sehen wir in diesem Beispiel einen Fall von Recapitulation des phyletischen Entwickelungsganges eines Gewebes.

Schwieriger verständlich, weil bis jetzt kaum noch Gegenstand der Forschung, sind die *Ursachen* der geweblichen Ausbildung. Wo uns jetzt schon ein Einblick möglich ist, erkennen wir eine Anpassung an die Function des Gewebes. Das phylogenetisch aus einer Gefäßstrecke entstandene Herz zeigt seine Muskulatur

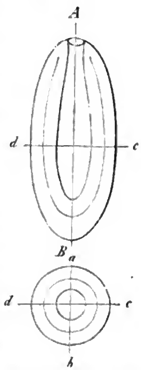
bei den Vertebraten in niederen und höheren Zuständen, die niederen in engerem Anschlusse an die Befunde der Muskulatur der Gefäßwand, und dadurch von jener ableitbar. Dass es hier die gesteigerten Ansprüche an das Organ sind, durch welche deren contractilen Elemente bei den höheren Wirbelthieren zu ihrer Ausbildung gelangten, mag für das Auffinden und Erkennen causaler Momente in der stufenweisen Entfaltung der Gewebe ein Wegweiser sein. Wie die Vererbung das Gewebe von Generation zu Generation überliefert, so wird in der Anpassung an die qualitativ oder quantitativ veränderte Function, nicht anders als bei den Organen, der umgestaltende Factor sich finden, der die einzelnen Gewebe höhere Stufen erreichen ließ.

Grundformen des Körpers der Metazoen.

§ 30.

Bei der unendlichen Mannigfaltigkeit der äußeren Zustände der Metazoen ist es Bedürfnis nach Grundformen zu suchen, auf welche jene Mannigfaltigkeit zurückführbar ist. Ebenso werden die Bedingungen zu ermitteln sein, unter deren Einfluss die bedeutendsten Modificationen jener Formen entstanden. Für beides können verschiedene Wege eingeschlagen werden. Wir wählen den kürzesten, indem wir von den niedersten Zuständen des Metazoenorganismus ausgehen.

Fig. 12.



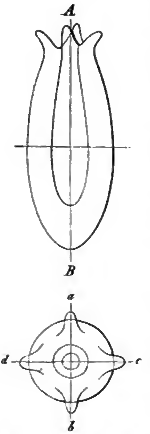
Schematische Darstellung der Körperachsen. *A B* Hauptachse, *a b*, *c d* Nebenachsen. In der unteren Figur ist das Querschnittsbild der oberen mit 2 Nebenachsen angegeben.

Darin liegt eine sehr wesentliche Verschiedenheit des Organismus der Metazoen von jenem der Protozoen, dass letztere nicht vom Gesichtspunkte bestimmter Grundformen beurtheilbar sind. Wenn es auch bei Einzelnen, wie z. B. bei den Radiolarien, ausführbar ist, so steht doch die große Menge außerhalb aller Zugänglichkeit für sichere, von geometrischer Raumanschauung bestimmte Normen. Ihre Körperform ist »flüssig« zu nennen, nicht bloß wegen des ihn darstellenden, an keine feste Form gebundenen Protoplasma, sondern wegen der außerordentlich verschiedenen Zustände der Gestaltung, welche selbst noch bei den in bestimmt abgegrenzter Form auftretenden Infusorien bestehen. Dem gegenüber bieten sich bei den Metazoen um Vieles einfachere Verhältnisse, indem wir hier mannigfaltige Formbefunde von einem einzigen ableiten können. Es ist der Zustand der Gastrula, der bei der Verbreitung dieser Form für unsere Zwecke die günstigsten Verhältnisse bietet.

Bei etwa sphärischer oder ovaler Gestaltung eines solchen Organismus trifft man an einer Stelle der Körperoberfläche die Mundöffnung. Denkt man sich durch die verdauende Cavität eine Achse (Fig. 12 *A*) gelegt, so wird der eine der Mundöffnung entsprechende Pol den *oralen Pol*, der entgegengesetzte den *aboralen Pol* vorstellen. Diese nennen wir *Hauptachse* des

Körpers. Bei gleichmäßig cylindrisch oder sphärisch gestaltetem Körper kann man senkrecht zu dieser Hauptachse beliebig viele Linien durch den Körper gezogen denken, die *Nebenachsen* (*B*, *a b*, *c d*). Sie werden unter obiger Voraussetzung sämmtlich unter sich gleichwerthig sein. Die Nebenachsen sind somit hier unter sich *indifferent* und charakterisiren damit einen niederen Zustand. Sowohl bei vollständig freier Bewegung im Wasser als auch bei erfolgender Befestigung des Körpers am aboralen Pole wird der Organismus durch Ausbildung einer verschieden großen Zahl von Nebenachsen sich differenziren, wo es sich um eine Erhaltung des Gleichgewichts nach den verschiedenen Richtungen handelt. Wir begegnen somit hier einem statischen Moment. Die Ausbildung des Organismus in der Richtung der Nebenachsen erfolgt entweder durch äußere Anhangsgebilde, Tentakel u. dergl., oder durch Differenzirung der Darmhöhle, oder durch die Anlage anderer Organe, z. B. der Keimdrüsen, in der Richtung jener Achsen. Dabei werden nicht mehr alle beliebig gedachten Nebenachsen einander gleich sein. Die, in deren Richtung Organe gesondert sind, werden sich von den anderen unterscheiden. Sie sind aus dem Zustande der vorherigen Indifferenz in jenen der Differenz übergegangen. Daraus ergiebt sich die *radiäre Grundform* des Leibes, die also nach dem oben erwähnten Achsenverhältnisse zu beurtheilen ist (vergl. Fig. 13 *A B*). Die Bedeutung der Mundöffnung für den Organismus lässt die in ihrer Nähe entstehenden Differenzirungen von besonderem Werthe erscheinen. Sie erlangen eine mannigfache Ausbildung, und bedingen für den vom Munde eingenommenen Körpertheil im Gegensatze zu dem aboralen Körpertheile eine reichere Gestaltung.

Fig. 13.



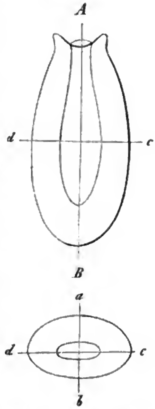
Radiäre Grundform mit der Achsenbezeichnung wie in voriger Figur. Auf das untenstehende Querschnittsbild ist die vordere Ansicht des Körpers eingezeichnet, um die in der Richtung von 2 Querachsen sich differenzirenden Anhangsgebilde (Tentakel) darzustellen.

Entbehrt der Körper bei einem in der Richtung der Hauptachse stattfindenden Wachsthum der Befestigung am Boden, so wird sich, wenn er letzterem der Länge nach sich auflagert, und in dieser Weise die Locomotion vollzieht, daraus ein Causalmoment für eine Änderung der Bedeutung der Achsen ergeben (Fig. 13). Die Hauptachse bleibt dieselbe, aber die Nebenachsen werden nach dem Werthe der durch sie verbundenen Flächen different. Bei constanter Berührung der Bodenfläche mittels einer und derselben Seite des Körpers bildet diese zur *ventralen* oder Bauchfläche sich aus, indess die andere zur *dorsalen* oder Rückenfläche sich gestaltet. Beide, Bauch- und Rückenfläche, stehen unter verschiedenen Bedingungen, müssen demgemäß verschiedenartig sich differenziren, so wie auch beide Seitenflächen — oder bei ganz flach ausgebreitetem Körper die Seitenränder

— von Rücken- und Bauchfläche sich verschieden verhalten müssen. Diese Verhältnisse beherrschen dann auch die innere Organisation im Einklang.

Darin spricht sich die Ausbildung von nur zwei Nebenachsen aus, aber diese sind verschiedenen Werthes. Die eine verbindet als Dorsoventralachse (Fig. 14 *ab*) Bauch- und Rückenfläche, die andere als Transversal- oder Querachse die beiden Seitenflächen (*cd*) des Körpers. Die den Polen der ersten oder Dorsoventralachse entsprechenden Flächen sind einander ungleichwerthig, indess die den Polen der Querachse entsprechenden Flächen einander gleichwerthig sind. In der Querachse erhält sich somit ein primitiver Zustand, der für die andere Nebenachse durch die dorsoventrale Differenzirung verloren ging. Dieser zweite, aus der Gastrula ableitbare Formzustand, die bilaterale Symmetrie, beginnt bei den Würmern und waltet von da an durch alle höheren Abtheilungen. Die diese Form tragenden Metazoen werden als Bilaterien bezeichnet.

Fig. 14.



Schematische Darstellung der Differenzirung der Nebenachsen. In der Hauptfigur ist die Entstehung eines Kopftheiles durch ein dorsales Tentakelpaar angedeutet. Die untere Figur stellt den Querschnitt der oberen und damit die beiden Nebenachsen dar.

Bei der im ersten Zustande bestehenden Indifferenz der Nebenachsen des Körpers können in der tectonischen Zusammensetzung des letzteren ebenso beliebig viele gleiche Stücke angenommen werden als Nebenachsen gedacht werden können. Mit der Differenzirung von Nebenachsen treten auch die am Körper zu denkenden Theilstücke in ein bestimmtes numerisches Verhalten. Sie bilden Gegenstücke, *Antimeren* (Haeckel). Sind zwei Nebenachsen unter *gleichem* Verhalten different geworden, so bestehen vier Antimeren, da man den Körper der Richtung jener Nebenachsen gemäß in vier einander entsprechende Theile zerlegen kann. Bei dem Differentwerden von zwei *ungleichen* Nebenachsen setzt sich der Körper dagegen nur aus zwei Antimeren zusammen: zwei Körperhälften, in eine rechte und linke unterschieden, entsprechen einander. Damit ist die eudipleure Grundform ausgebildet.

Für die Entstehung einer die Gastrula realisirenden Form durch das Auftreten *einer* Körperachse unter Differenzirung der beiden Pole derselben mit dem Beginne der Entodermbildung ist die Annahme eines *festsitzenden* Zustandes eine nicht leicht abzuweisende Voraussetzung. Man kann zwar die Gastrula auch im freien Zustande entstanden sich vorstellen, aber dabei fehlt jede zwingende Ursache, welche im anderen Falle vorhanden ist. Ein festsitzender Organismus, welcher Nahrungsstoffe aufzunehmen hat, wird dieses mit dem *freien* Körperende besorgen, wo ihm durch das ihn umgebende Wasser das Nährmaterial am ehesten zugeführt wird. Wir lassen dahingestellt sein, ob die Invagination sogleich damit auftrat, oder ob sie erst successive entstand, indem der Organismus erst nur an seinem freien Körperpole Nahrung in sich aufnahm und diese Localität zur allmählich sich einsenkenden Entodermhöhle werden ließ. Jedenfalls ist die Gastrulabildung unter der Annahme des Festsitzens des Körpers ein Sonderungsvorgang, dessen Nothwendigkeit einleuchtet.

Für die Beurtheilung dieser Frage ist die Thatsache des Festsitzens der am wenigsten vom Gastrulazustande sich entfernenden Thierstämme, der Spongien und auch der niederen Cölenteraten, von größter Bedeutung. Dass dieser Zustand erst vom ausgebildeten Organismus erworben wird, bildet keinen Einwand.

§ 31.

Die den oralen Pol vom aboralen auszeichnende Differenzirung verleiht diesem Körpertheile eine höhere Bedeutung. Wie bei der radiären Hauptform prägt sie sich aber auch bei der anderen, und zwar in noch mannigfaltigerer Weise aus. Es ist nicht allein die Lage der Mundöffnung, welche in ihrer Nachbarschaft die Differenzirung von vielerlei Hilfsorganen begünstigt, sondern es ist auch die größere Bedeutung des vorderen Körperendes bei der Locomotion. Diesem Theile kommt die Initiative zu und er gewinnt damit die Herrschaft über den Organismus. Er hat dem übrigen Körper den Weg zu bestimmen, oftmals auch zu bahnen; er begegnet tausend fremden Gegenständen, die er zu prüfen, zu suchen oder zu meiden hat. Er steht somit unter anderen äußeren Einwirkungen als der entgegengesetzte Körpertheil, welcher ihm folgt.

Die Dignität dieser Beziehung der Lage erhellt aus dem Umstande, dass die Mundöffnung keineswegs stets dem vorderen Körperende entspricht, dass sie vielmehr häufig näher an die ventrale Fläche rückt, oder sogar völlig auf diese übergehen kann, ohne dass die Ausbildung des vorderen Körperendes eine Einbuße erleidet. Diese Ausbildung des vorderen Körpertheiles erfolgt vornehmlich durch Entfaltung von Sinnesorganen mancherlei Art, also von Organen, welche die Beziehung des Organismus zur Außenwelt vermitteln, und selbst wieder mit mannigfaltigen Hilfsorganen verknüpft sind. Damit steht die Ausbildung des centralen Nervenapparates in engerem Connexe. Der ganze Abschnitt erlangt damit einen höheren Werth für den Gesammtorganismus. Er birgt und trägt die letzteren zu höherer Stufe hebenden und ihn sogar beherrschenden Organe. Wir unterscheiden daher diesen vorderen Körpertheil als einen bevorzugten, als *Kopf*.

Die Differenzirung eines Kopfes erscheint also primär von der Lage der Mundöffnung abhängig. Diese bestimmt die Richtung der Locomotion, und von dieser aus, somit secundär, gewinnt der Vordertheil des Körpers mannigfaltige Auszeichnungen, welche allmählich das primäre, in der Lage des Mundes gegebene Moment an Bedeutung überflügeln. Das Auftreten eines Kopfes ist zugleich eine den ganzen Körper betreffende Sonderung, indem dieser dadurch mindestens in zwei sich verschieden verhaltende Abschnitte getheilt werden kann.

Metamerie.

§ 32.

Die einheitliche Gestaltung des Organismus ist nur für niedere Zustände charakteristisch, sei es bleibend, sei es vorübergehend wie in den höheren Abtheilungen des Thierreichs. Mit dem Wachsthume des Körpers zu bedeutenderer Länge sehen wir den Beginn der Zerlegung des Organismus in einzelne sich folgende

Abschnitte, äußerlich bemerkbar durch trennende Einschnitte, oder durch regelmäßige Vertheilung von Anhangsgebilden, Fortsätzen des Körpers; innerlich ausgeprägt durch die Anordnung der Organe nach den einzelnen sich folgenden Abschnitten. Wir bezeichnen diese Segmentirung des Körpers als *Metamerie* (HAECKEL), die einzelnen Abschnitte oder Segmente sind Folgestücke, *Metameren*. Die den Körper gliedernde Metamerie beruht wiederum auf einer Differenzirung. Aus dem anfänglich Gleichartigen, Indifferenten, geht Verschiedenes hervor, etwas Neues im Gegensatze zum früheren Zustande. Die einzelnen Metameren sind aber auch, bei aller Gleichartigkeit, verschieden unter sich, nämlich durch die ihnen zukommende Lage.

Die Metamerie ist nicht überall, wo sie wahrnehmbar, gleich deutlich ausgeprägt. Bald zeigt sie sich an diesem oder jenem Organ oder Organsystem mehr als an einem anderen, und bei wieder anderen Organen kann sie gänzlich vermisst werden. Sie lässt Zustände des Beginnes und der nicht ausgeführten Beendigung mannigfach erkennen. Aber sie kann auch den ganzen Organismus beherrschen, ist an allen Organen ausgeprägt, so dass jedes Metamer seine besonderen Organe besitzt, und einzelne allen Metameren gemeinsame Organsysteme wieder nach den Metameren besonders differenzirt erscheinen. Der Organismus wird dadurch zu einem vieltheiligen. Daran knüpfen Zustände an, in welchen den Metameren eine selbständige Bedeutung zukommt. In dem Maße als ein Metamer die Abhängigkeit vom Gesammtorganismus durch die Ausbildung seiner eigenen Organe aufgiebt, emancipirt es sich vom Ganzen und gewinnt die Befähigung zu freier Existenz. Von daher leiten sich manche Erscheinungen ab, die man als Sprossung bezeichnet (Würmer).

Die Metamerie wird durch das *Wachsthum* des Körpers eingeleitet. Man kann sich vorstellen, dass mit dem Auswachsen des Körpers in die Länge an einzelnen daran theilnehmenden Organsystemen eine stellenweise, für den Organismus praktisch werdende Ausbildung Platz greift. So ist die äußerliche Metamerie mit der Beweglichkeit des Körpers in Zusammenhang zu bringen, und vielleicht nimmt von da aus die gesammte Erscheinung ihren Anfang. Manche Thatsachen sprechen dafür. Jedenfalls sind zahlreiche Beispiele für die allmähliche Ausbildung der Metamerie vorhanden, die nicht sofort an allen Organsystemen sich ausspricht. Eine sichere Begründung steht noch aus. Das gilt auch bezüglich des Zusammenhanges mit der Sprossung, die wiederum vom Wachsthum sich ableitet. In manchen Fällen hat es zwar den Anschein, als ob die Sprossung zur Metamerie hinführe, so dass die Metameren Sprosse vorstellten, die mit dem Organismus in Zusammenhang blieben, und nur in einzelnen Fällen eine höhere Individualitätsstufe erreichten. Allein einer Verallgemeinerung der Bedeutung dieses Vorganges stehen viele Thatsachen unvollkommener Metamerie im Wege, so dass in ihm keineswegs der ausschließliche Grund der Metamerie gefunden werden kann. Auch ist es wahrscheinlich, dass die Metamerie nicht immer auf die gleiche Art entstand. Wenn das Wachsthum die erste Bedingung für die Metamerie abgiebt, so tritt dazu noch als zweite die quantitative Theilung der physiologischen Arbeit, indem jedes

Metamer eine gewisse Summe von Organen ausbildet. Bei den *Wirbelthieren nimmt sie vom Mesoderm ihren ersten Ausgang*, indem vom Entoderm sich abschnürende metamer geordnete Hohlgebilde, die Cölomsäcke, entstehen.

Durch die Metamerie wird eine Vervollkommnung des Organismus angebahnt. Er empfängt durch sie einen größeren Reichthum von Organen, wenn diese anfänglich auch nur Wiederholungen einer und derselben Einrichtung vorstellen. Mit der größeren Unabhängigkeit der einzelnen Abschnitte wird deren Action freier, und endlich wird in der größeren Summe einzelner Organe der Differenzirung ein weiter Spielraum geboten. Diese gewinnt denn auch überall Boden und producirt unter Vermannigfaltigung der Function eine Umgestaltung der metameren Organe. Ausbildung und Rückbildung derselben verleihen den Metameren verschiedenen Werth, und führen die Metameren selbst zu einer Differenzirung, die äußerlich in Umfang und Form derselben sich verschiedenartig ausdrückt. Damit verlieren die Metameren ihre ursprüngliche Gleichartigkeit. Auch das Maß ihrer Selbständigkeit verringert sich, und Summen anfänglich discreter Metameren können allmählich zu größeren Abschnitten verschmelzen. So gehen Metamerencomplexe hervor, an denen die Zusammensetzung aus Theilstücken des Körpers nur noch angedeutet ist, oft nur in Spuren erkennbar. Bald sind es größere Abschnitte des Körpers, welche diese Concrescenz eingehen, bald kleinere. Im Ganzen wird wieder dadurch eine neue Differenzirung des Organismus geleistet, der dann theils aus freien, selbständigen, theils aus unter einander verschmolzenen, in größere Complexe übergegangenen Metameren sich zusammensetzt (Arthropoden).

Gliedmafsen.

§ 33.

Die äußere Gestaltung des Körpers wird vielfältig durch Fortsatzbildungen desselben beherrscht, welche man im Allgemeinen als *Gliedmaßen* bezeichnet. Durch solche Fortsätze gewinnt der Körper an Peripherie und vermehrt damit seine Beziehungen zur Außenwelt. Beim Bestehen der radiären Grundform folgen auch jene Gebilde in der Regel diesem Typus, erscheinen in strahliger Anordnung an der oralen Fläche des Körpers. Als Tentakel, Arme etc. bezeichnet, dienen sie den verschiedensten Verrichtungen und bieten in Zahl, Anordnung und Form wieder unendlich mannigfaltige Befunde. Bei der endipleuren Grundform ordnen sich solche Organe dem Kopftheile des Körpers zu, und erhöhen als Tentakel oder Antennen etc. dessen functionelle Bedeutung. Mit dem Auftreten einer Metamerie gelangen an den Metameren Fortsatzbildungen zur Entfaltung, welche bald locomotorische, bald respiratorische Functionen tragen, bald beide vereint. Sie stellen die *Gliedmaßen im engeren Sinne* vor und erfahren durch neue von ihnen übernommene Leistungen zahlreiche Umbildungen. So ergiebt sich in diesen Gliedmaßen eine reiche Quelle der Vermannigfaltigung der äußeren Erscheinung des Körpers.

Von dem niedersten Formzustande, jenem der Gastrula aus, vollzieht sich in aufsteigender Reihe eine Sonderung, die von einzelnen, wiederum im Wesen ein-

fachen Vorgängen geleitet wird. Aber die Außenwelt beherrscht sie alle, wie mit ihnen selbst wieder die Existenz des Organismus im Zusammenhang steht. Aus beiden erweist sich die Abhängigkeit auch der Formzustände des Organismus von äußeren **Bedingungen**.

Kopf.

§ 34.

Die Differenzirung der beiden Pole der Längsachse des Metazoenkörpers und die vom oralen Pole erworbene Präponderanz verleiht diesem Körpertheil einen Vorrang, dessen Bedeutung schon oben (§ 31) betrachtet wurde. Bei den ungegliederten (der Metamerie entbehrenden) Metazoen bestimmt sich dieser Kopftheil des Körpers außer der Lage wesentlich durch die an ihm ausgebildeten Organe, die ihn vor dem übrigen Körper auszeichnen. Eine schärfere Abgrenzung fehlt, sie ist so veränderlicher Art, dass sie kein Kriterium abgiebt. Mit der *Metamerie* beginnt eine andere Erscheinung.

Bleibt auch in niederen Abtheilungen die Metamerie nur so weit an der Kopfbildung betheiligt, als das erste Metamer oder einige der ersten jene Auszeichnungen tragen, so kommt auch bald von daher ein Einfluss auf die folgenden zur Geltung und diese gewinnen an die ersten engeren Anschluss. Die Causalmomente hierfür liegen in den functionellen Beziehungen, welche zwischen Organen jener Metamere und der Mundöffnung bestehen. Beispiele hierfür liefern die Articulaten, bei denen Gliedmaßengebilde in Mundtheile umgewandelt und deren Metamere zu einem Kopfe vereinigt werden (Insecten). Der Zusammenschluss von Metameren kann sogar noch weiter gehen, und einen mit dem Kopfe vereinigten größeren Körperabschnitt hervorrufen, indem noch andere Factoren als der genannte dabei ins Spiel kommen (Arachniden, Crustaceen). Auch bei den Vertebraten gestaltet sich der vordere Körpertheil, aber unter wiederum anderen Bedingungen, zu einem Kopfe (Craniota), dem jedoch gleichfalls eine Summe nur im niedersten Zustande sich discret verhaltender Metameren zu Grunde liegt (Acrania).

Durch solche, zunächst äußerlich in der Körperform kund werdende Veränderungen werden nicht minder innere Organe umgestaltet, und der Process der Concrescenz kommt in mannigfaltiger Weise zum Ausdruck. Daraus entspringen dann wieder Sonderungen, wie sie z. B. am centralen Nervensystem auftreten (Gehirn). Alle diese durch die Vergleichung sich enthüllenden, in der Ontogenese gar nicht oder nur in Resten auftretenden Veränderungen, auf welche die Kopfbildung sich gründet, sind zurückführbar *auf die Lage der Mundöffnung*. In deren Umgebung beginnt in allen Thierstämmen die Ausbildung mannigfaltiger Organe, und von da an werden mit der Entstehung der Metamere des Körpers kleinere oder größere Summen derselben, in den einzelnen Stämmen durch verschiedene Causalmomente, zum Aufgeben ihrer Selbständigkeit und damit zur Concrescenz geleitet.

Systematik.

§ 35.

Die Organisation jedes Thieres bietet eine Summe von Einrichtungen, welche es mit einer verschieden großen Anzahl anderer Thiere gemeinsam hat. Diese Verhältnisse sind theils allgemeiner Natur, betreffen die Lagebeziehungen der wichtigsten Organsysteme oder deren Anordnung, theils finden sie sich in specieller Ausführung der einzelnen Organe und sind da bis zu Übereinstimmungen der Form-, Volum- und Zahlenverhältnisse verfolgbar. Wir sehen darin Arten, die man zu Gattungen vereinigt hat, wie diese zu Familien, dann zu Ordnungen und Classen emporsteigend. Wie schon hierin die Vorstellung einer Verwandtschaft zu Grunde lag, so erhielt dieselbe mit dem Fortschritte der Wissenschaft nur eine tiefere Begründung. Auf Grund der DARWIN'schen *Descendenzlehre* ergab sich die Erkenntnis eines Zusammenhanges auch der thierischen Organismenwelt, und wir finden das die größeren Abtheilungen verknüpfende Band in dem *Typus* derselben. Die Abgrenzung eines Typus von dem anderen darf aber nicht als etwas absolut Festes gelten, in so fern auch die Typen erworbene Zustände sind, die selbst wieder von niederen, einfacheren Formen sich ableiten. Aber indem der Erwerb für jene, denen er zukam, wie für deren Descendenten zum bleibenden Besitz sich gestaltet, der in all den mannigfaltigen Modificationen, die ihm durch Anpassung zu Theil werden, durch die Vererbung bewahrt bleibt, kommt er auch in den entferntesten Generationen noch zum Ausdruck. Wir fassen demzufolge die als »Typen« bezeichneten großen Abtheilungen als Stämme (Phylen) (HAECKEL) auf, damit das Gemeinsame in dem ihnen zu Grunde liegenden Momente bezeichnend.

Innerhalb eines Stammes (*Phylum*) hat sich eine thierische Organisationsform nach den verschiedensten Richtungen entfaltet, die allmählich vom Einfachen zum Complicirteren, vom Niederen zum Höheren führen. Aus einer fortgesetzten Differenzirung lassen sich die Kategorien ableiten für die Unterabtheilungen, die verschieden benannt sind. Diese Unterabtheilungen entsprechen den Ramificationen des Stammes, in denen zugleich die Divergenz des Charakters der einzelnen Abtheilungen sich ausprägt.

Nach dieser Auffassung haben wir uns für jeden Stamm eine von einer Urform ausgehende Entwickelungsreihe von Organismen vorzustellen, die während der geologischen Entwickelung sich in viele Äste und Zweige differenzirte, von denen die meisten während verschiedener Perioden zu Grunde gingen, während einzelne, wenn auch größtentheils verändert, bis heute sich lebend erhielten. Das in diesen vielfachen Differenzirungszuständen sich forterhaltende, von der Stammform her mit Modificationen sich vererbende Gemeinsame ist eben das Typische der Organisation.

Nicht für alle Phylen ist eine gemeinsame Abstammung (Monophylie) der zugehörigen Formen in gleichem Maße nachweisbar. Für manche Abtheilung ist eine polyphyletische Genese in hohem Grade wahrscheinlich, so dass andere als genealogische Gründe die bezüglichen Organismen vereinigen lassen. Solche Abtheilungen

dürfen nur sehr bedingt als »Stämme« beurtheilt werden. Ihre Aufstellung ist nur dem Mangel unserer Erkenntnis entsprungen. Am meisten wird das bei den *Protozoen* klar, deren Ausgangspunkte bei niederen Protisten zu suchen sind.

Auch für die *Metazoen* ist der Werth der einzelnen Stämme ein sehr verschiedener, und die Verschiedenartigkeit der Behandlung dieser Fragen durch verschiedene Autoren lässt erkennen, dass wir von einem klaren Einblicke in diese genealogischen Verhältnisse noch weit entfernt sind. In der großen Anzahl von diesen Punkt betreffenden Einzelfragen giebt es jedoch nicht wenige, welche nach und nach zur Lösung gelangt sind, und dieses lässt mit der fortschreitenden Forschung auch für die anderen das Gleiche erhoffen.

§ 36.

Für die Betrachtung der Metazoenstämme liegt ein näheres Eingehen außerhalb unserer Aufgabe, und wir verweisen in dieser Hinsicht auf die zoologischen Lehrbücher. Nur für die *Vertebraten* schien ein Nähertreten geboten, um die Stellung der einzelnen Abtheilungen zu einander hervorzuheben, und damit auch die Wege der Vergleichung sicherer zu bestimmen. Denn es ist nicht gleichgültig, von wo der Ausgang genommen wird, ob man diese oder jene Form als die niedere auffasst, und bei dem Mangel einer Erkenntnis jener Beziehungen, den Endzustand eines Organs für seinen Anfang hält!

Wir können aber von jenen niederen Thierstämmen, die man als »Wirbellose« zusammenzufassen pflegt, nicht gänzlich absehen, da wir bei ihnen den Beginn mancher Organbildung antreffen, die in den Vertebratenstamm fortgesetzt ist, und für andere Organe das Typische in hellerem Lichte erscheint, wenn es in seiner Besonderheit den Befunden von Wirbellosen gegenübergestellt wird. So mögen denn damit die folgenden kurzen Bemerkungen über alle Stämme ihre Motivirung finden.

1. In den Spongien stellen sich uns die niedersten Metazoen dar, in welchen die beiden Keimblätter bei den Gasträaden einen die Gastrula repräsentirenden Körper bilden. Complicationen erscheinen bei den Schwämmen (Poriferae) durch Bildung von Eingangs- und Ausgangsöffnungen am Körper in differenter Zahl und Art.

2. Im Stamme der Cölenteraten (Cnidaria) findet die Mesodermentfaltung statt, und außer der Hauptachse sind zwei oder mehrere ursprünglich gleiche Nebenachsen unterscheidbar, wodurch die Körperform strahlig sich darstellt. Zahlreiche Unterabtheilungen, von denen wir nur Hydromedusen, Calycozoen, Medusen und Anthozoen nennen, lassen einen großen Formenreichthum erscheinen, bei welchem auch die Stockbildung eine Rolle spielt.

3. Mit dem Stamme der Vermes beginnen die Bilaterien, deren beide Nebenachsen different geworden sind. Die niedersten, Plattwürmer, schließen sich durch den Cölommangel an die Cölenteraten an und gliedern sich in mehrere Unterabtheilungen; wir nennen davon nur die Turbellarien. Andere Zweige der Würmer werden durch die Rotatorien, die Nemathelminthen, Nemertinen und Gephyreen repräsentirt. Dazu gesellen sich die Bryozoen und nur durch Larvenzustände damit verknüpft die Brachiopoden. Andere nur durch wenige Formen repräsentirte Gruppen stellen mit gleichem Rechte selbständige Zweige des Stammes vor, wie z. B. die Enteropneusten, deren Organismus eine besondere Höhe der Differenzirung erreicht. Die

Mehrzahl der Zweige des Würmerstammes entbehrt in den von den Lebenden uns bekannten Formen eines engeren Zusammenhanges der Organisation, und auch die Ontogenese erweist keineswegs für Alle eine gemeinsame Abstammung. Es besteht keine phylogenetische Reihe in größerer Ausdehnung. Aber der ganze Stamm ist bedeutungsvoll, da bei manchen seiner Classen für die übrigen Metazoenstämme Anknüpfungen sich ergeben.

4. Echinodermen. Dass diesem Stamme dem Stamme der Vermes entsprungene Bilaterien zu Grunde liegen, bekunden die Larvenformen vieler, aber es ist hier der Weg der phyletischen Ausbildung der späteren Zustände noch keineswegs sicher bekannt, wenn auch manche Hypothese zu begründen versucht ward. Die große Complication des in eigenthümlicher Art sich entfaltenden Organismus kommt in allen Classen zum Ausdruck. Allgemein erscheint eine fünfstrahlige Grundform, wie sie entstand, ist problematisch, und ebenso die Verwandtschaft der Classen zu einander. Als wichtigste sind Blastoideen, Cystoideen, Holothurien, Crinoiden, Echiniden und Asteriden verzeichnet.

5. Articulata. Hier tritt die Gliederung des Körpers in den Vordergrund, für welche einzelne Wurmclassen Andeutungen besaßen. Die aus einem ungegliederten Zustande entsprungene Metamerie beherrscht auch einen Theil der inneren Organe und erscheint auch allmählich an den Anhangsgebilden des Körpers. Die niederste Abtheilung, vielfach den Würmern beigezählt, sind die Annulata, zu denen von den Würmern her manche vermittelnde Übergänge bestehen. Während die Metamerie hier sich nicht sehr bedeutend verändert, gehen in den meisten höheren Classen durch Concrescenzen größere Körperabschnitte hervor. Mehr noch wird die Organisation durch die Athmung beeinflusst und danach scheiden sich zwei große, auch als Arthropoden zusammengefasste Abtheilungen, von denen die eine den Aufenthalt im Wasser beibehält, die Crustaceen, indess die andere, der Luftathmung sich anpassend, die Tracheaten repräsentirt. Wie die Crustaceen sich in mehrfache Classen sondern, so auch die Tracheaten, deren Classen als Myriapoden, Arachniden und Insecten zu nennen sind.

6. Im Stamme der Mollusca bleibt der Körper zwar ohne Gliederung, hat sich aber in den lebenden Repräsentanten weiter von den Würmern entfernt, wenn auch auf deren niederste Abtheilungen durch Manches der Organisation hingewiesen wird. Bald zur Herrschaft kommende Schalen- und Gehäusebildung veranlasst zahlreiche Umgestaltungen auch der inneren Organisation. Auf der untersten Stufe stehen die Amphineura. Die Acephalen und Scaphopoden, Gastropoden und Cephalopoden sind höhere und auch sehr divergente Classen.

7. Tunicata. Wir stellen diesen Stamm an die Spitze nicht wegen der in ihm erreichten Organisationshöhe, die den drei zuletzt aufgeführten Stämmen gegenüber eine sehr geringe ist, sondern wegen des hier ausgesprochenen Typus, welcher mit jenem der Vertebraten manches Gemeinsame theilt. Im Übrigen sind die Tunicaten mit Würmern verwandt; sie ergeben Beziehungen zu den Enteropneusten, sowie zu manchen vereinzelten niederen Formen, die wir nicht angeführt haben. Die niederste Abtheilung bildet die Classe der Copelata (Appendicularien), deren Organisation zum Theil auch bei den Larven von Ascidien wiederkehrt. Entfernter stehen die Classen der Pyrosomen, und noch weiter die Doliolen und Thaliaceen oder Salpen. In dieser Reihenfolge treten auch die oben erwähnten Momente, durch welche die Tunicaten uns besonders interessiren, weiter zurück.

Wir beschränken uns mit dieser kurzen Vorführung der Evertebratenstämme, um bei dem 8. Stamme, jenem der Wirbelthiere, etwas länger zu verweilen. Die Wurzeln dieses Stammes finden sich bei den Tunicaten, die man auch mit den

Vertebraten gemeinsam als *Chordata* zusammenfasst, aber es liegen bei den Tunicaten keineswegs directe Anschlüsse vor, und wie groß auch die bei Ascidienlarven bestehende Übereinstimmung *der Grundzüge* mit dem Vertebratentypus ist, lässt sie in ihnen doch nicht directe Vorfahren der Wirbelthiere sehen, denn sie besitzen bereits manches jenem Typus Fremdartige, wie ihnen auch manches zu jenem Gehörige abgeht. Daraus, wie aus der Existenz anderer, den ersten Beginn jener Organisation an sich tragenden, den Würmern beigezählten Thiere (Cephalodiscus, Rhopalopleura), kann nur gefolgert werden, dass die vertebrate Organisation sehr frühe, in weit zurückliegenden Zuständen ihre Anfänge hat, und dass solche, bei der an allen jenen Formen sich offenbarenden Divergenz, eine große Verbreitung besessen haben müssen. Nur auf den Thatsachen fußend, müssen wir sagen, dass ein realer Urzustand der Wirbelthiere uns unbekannt ist, wenn man einen solchen auch mit jenen Thatsachen zu construiren vermag.

Der erste Vertebratenzustand begegnet uns in Amphioxus, dem Repräsentanten der *Acrania* oder *Leptocardier,* in welchem die entschiedene, den Körper beherrschende Metamerie die weite Entfernung von den Tunicaten zum Ausdrucke bringt. Die hierher gehörigen wenigen Formen müssen als spärliche Reste weit verbreiteter Organismen gelten, aus denen die übrigen als *Craniota* erscheinenden Wirbelthiere hervorgingen. Von diesen ist uns ein Seitenzweig wiederum nur in einigen Formen als Cyclostomen erhalten. Obwohl weit von den Acraniern entfernt, und auf einer viel höheren Organisationsstufe stehend, sind sie doch nicht als Vorfahren der Übrigen anzusehen. Ihre Organisation zeigt in den beiden genau gekannten Abtheilungen (Petromyzonten und Myxinoiden) eine sehr große Divergenz. Man unterscheidet sie von jenen, den *Gnathostomen*, als Monorhina, während die letzteren als Amphirhina gelten. Aber da die »Monorhinie« nur eine äußere Eigenschaft vorstellt, leiten sich die Cyclostomen von amphirhinen Vorfahren ab, die sie mit den Gnathostomen gemeinsam besessen haben werden. Ob diesen ein monorhiner, an Acranier anknüpfender Zustand vorausging, ist nicht sicher zu erweisen. Ebenso halte ich die Zugehörigkeit des fossil erhaltenen *Palaeospondylus* zu den Cyclostomen für sehr ungewiss. Wenn wir auch die Cyclostomen als unterhalb der Gnathostomen stehend anerkennen, so darf dabei nicht übersehen werden, dass sie, wie sie uns vorliegen, nicht als Ahnen der Gnathostomen gelten können. Die Ausbildung von Mundorganen hat eine großartige Verschiebung des Athemapparates in den Rumpf herbeigeführt, so dass die Kiemen von Rumpfmuskulatur völlig überlagert werden, und darin liegt ein nicht zu höheren Formen führender Organisationszustand.

Die Gnathostomen scheiden sich in *Anamnier* und *Amnioten.* Unter den ersteren beginnt mit den *Fischen* ein bedeutender Reichthum von Organisationsformen, die sich alle um Vieles höher als die Cyclostomen darstellen. Es besteht auch hier eine weite Kluft. Die niedersten treffen wir bei den Elasmobranchiern, die in *Selachier* und *Holocephalen* (Chimaera) sich spalten, aber sie haben nicht das ganze Erbtheil aus den ihnen vorangegangenen Zuständen bewahrt, da wir manches, schon im Besitze der Cyclostomen Befindliche erst in höheren

Abtheilungen wieder antreffen. Von den Selachiern sind schon die ältesten (Pleuracanthiden) bis jetzt ohne Vermittlung zu niederen Formen. An sie schließen sich von den lebenden die *Haie* an, während die *Rochen* davon abzuleitende, neugebildete Formen vorstellen, die wieder in mehrere Gruppen sich theilen.

Die Ossification des Skelets hat eine Fülle von Wirbelthieren fossil sich erhalten lassen, von welchen nicht wenige schon auf die Fische kommen. Von solchen, manche Abtheilungen übergehend, führen wir die Ganoiden an, die in den *Chondrostei, Acipenserinen* (Störe) und *Holostei, Lepidosteinen* und *Amiaden* lebende Repräsentanten besitzen. Sie sind dem Urstamme der Selachier entsprungen, und lassen in den Stören die ältesten erkennen, welche am meisten den Selachiern verwandt sind. Die den Ganoiden beigezählten, gleichfalls in lebende Formen (Polypterus, Calamoichthys) fortgesetzten *Crossopterygier*, ergeben sich als eine sehr frühzeitig von den Urselachiern abgezweigte Abtheilung, denn sie bietet manche primitive, schon bei Selachiern bedeutend veränderte Organisation, und dazu Besonderheiten, welche erst in höheren Zuständen zur Bedeutung kommen. Ähnliches gilt auch von den Dipnoern, die uns durch drei lebende Gattungen (Ceratodus, Protopterus und Lepidosiren) bekannt sind. Ihr Bau (Cranium) trägt Andeutungen an Holocephalen an sich, so dass sie nicht von Selachiern, wohl aber von Urformen der Elasmobranchier abstammen mögen. Die Divergenz von Ceratodus und Protopterus, dem sich Lepidosiren eng anschließt, lässt auch bei den Dipnoern eine ehemals reiche Formenentfaltung vermuthen. Elasmobranchier, Ganoiden, Crossopterygier und Dipnoer sehen wir also nicht als an einander zu rückende Abtheilungen an. Es sind die Ausgänge sehr verschiedener, weit zurückliegender Formen, die in ihren Anfängen uns unbekannt sind.

An die Ganoiden schließen sich als jüngere Zustände die Teleostier oder Knochenfische an, besonders an die Lepidosteinen, mehr noch an Amiaden. Man kann Amia sogar als einen Teleostier betrachten, dessen Organisation einige Ganoidencharaktere bewahrt hat. Die Divergenz erreicht bei den Teleostiern einen höchst bedeutenden Grad, schon in der primitiveren Abtheilung der *Physostomen*, von welchen die Siluroiden am weitesten abseits stehen. Die zweite Abtheilung, *Physoclysten*, umfasst alle übrigen Teleostier mit zahlreichen zum Theil weit aus einander gehenden Unterabtheilungen, in welchen neben der Ausbildung Reductionen aller Art bestehen.

Die zweite Abtheilung der Anamnia sind die Amphibien, mit welchen zugleich die tetrapoden Wirbelthiere beginnen. Wo die Anknüpfung an Fische besteht, ist unbekannt. Nach paläontologischen Zeugnissen sind sie viel jünger als Selachier und Ganoiden. Zahlreiche, als *Stegocephalen* zusammengefasste Gruppen sind untergegangen. Wir nennen daraus nur die Archegosaurier und Labyrinthodonten, auch die Branchiosaurier, an welche unsere lebenden *Urodelen* sich anschließen. Ein Theil derselben, die *Ichthyoden*, steht scheinbar auf einer tieferen Stufe, in der That erscheint aber im Baue derselben mit manchem Alten viel Reduction. Den *Anuren* kommt wohl eine spätere Abzweigung zu, welche

nicht sicher zu bestimmen ist, und auf weiter zurückliegende Vorfahren verweisen die *Gymnophionen*.

Die Amnioten zerfallen in die beiden Abtheilungen der Sauropsiden und der Mammalia. Die Sauropsiden haben ihre reichste Differenzirung bei den Reptilien, von denen nur wenige in lebende Zustände übergegangen sind. Die *Rhynchocephalen* (Hatteria) haben sehr alte Organisationsbefunde erhalten, wenn auch im Ganzen die *Lacertilier* (Eidechsen), sich an sie anschließen, mit denen die *Ophidier* oder Schlangen in entfernter Verwandtschaft stehen. Eine etwas tiefere Stufe nehmen die ausgestorbenen *Halisaurier* ein (*Ichthyopterygier* und *Sauropterygier*). Mit noch manchen Anklängen an Amphibien erscheinen die *Chelonier* oder Schildkröten und niedere Befunde anderer Art zeigen sich bei den untergegangenen *Anomodonten* und *Theriodonten*, während bei den *Crocodilinen* eine höhere Organisation erreicht wird. In eigenthümlicher aber ganz anderer Art kommt eine solche auch bei den *Pterodactylen* (Flugsaurier) zum Ausdruck, und die höchsten Reptilienformen treten uns in der großen untergegangenen Abtheilung der *Dinosaurier* entgegen, bei welchen zwar manches bei Vögeln zur Ausbildnng Gelangende wie in Vorbereitung erscheint, aber doch nicht einen Anschluss begründet. Dass die Vögel aus den Reptilien entsprangen, ist ans vielem Gemeinsamen erweisbar, wenn wir auch von den Vorfahren nur eine einzige, die *Saururen* repräsentirende Form (Archaeopteryx) kennen, und näheren Anschluss vermissen. Wir trennen sie in zwei Abtheilungen, eine ältere, die *Ratitae*, und eine jüngere, die *Carinatae*, welche letztere die große Mehrzahl der Vögel umfasst.

Die Verknüpfung der *Mammalia* mit Reptilien, so weit wir diese auch in fossilen Zuständen kennen, stößt auf bedeutende Hindernisse, da bei allen diesen gewisse Verhältnisse nicht auf die Befunde bei Säugethieren hinzuleiten sind. Wir müssten dem zufolge die Wurzel tiefer hinabgehend annehmen, und werden dadurch zu den Amphibien geleitet, oder auch zu Urzuständen der Reptilien, die uns unbekannt sind. Wir bemerken das zur Bezeichnung der großen Divergenz von Sauropsiden und Säugethieren. Eine vom Mammalienstamme abgezweigte Gruppe bilden die *Monotremen* (Promammalia), deren beide lebende Genera (Echidna und Ornithorhynchus) wieder so sehr unter sich differiren, dass die Abtheilung, aus welcher sie uns erhalten blieben, von bedeutendem Umfang gewesen sein muss. Eine höhere Abzweigung sind die *Marsupialia*, die als Überreste einer Organisation erscheinen, welcher die übrigen Säugethiere entsprungen sind. Bei diesen ergeben sich wieder divergirende Zweige. *Insectivoren* und *Chiroptera*, *Pinnipedier* und *Carnivoren*, welch letztere die fossilen *Creodonten* zu Vorfahren hatten, sind solche einander verwandte Ordnungen; von deren gemeinsamen Urformen haben sich wahrscheinlich die *Cetaceen* abgezweigt. Eine andere Serie umfasst die *Prosimier* und *Quadrumanen* (Affen) und wird, mit den *Menschen* abschließend, als die Primatenreihe aufgefasst. Endlich treffen wir eine Verzweigung des Stammes zu den *Rodentia* (Nagern), mit denen wohl die *Edentaten* gemeinsam entsprangen, welche wieder zwei divergente kleine Gruppen umfassen. Die untergegangenen *Tillodonten* erscheinen als Vorläufer der Nager. Ein anderer bedeudenter Zweig ist tief unten

mit dem vorigen verbunden, und da sind wohl frühzeitig die *Proboscidea* (Elephas) abgezweigt, während in weiterer Entfernung die *Ungulaten* stehen, von deren alten Formen eine mehr seitlich stehende Gattung (Hyrax) lebend sich erhalten hat. Die Ungulaten spalten sich wieder in *Perissodactyla* und *Artiodactyla*. Ob die *Sirenia* dem Stamme der Ungulaten angehören, müssen wir zweifelhaft lassen.

In dieser kurzen Darstellung des Vertebratenstammes und seinen Hauptverzweigungen unterblieb jede Charakteristik, da ja die Beziehungen der mannigfachen Formen bei der Behandlung der Organe ihre morphologische Betrachtung empfangen. Die ungeheuren Zeiträume, in welchen die Differenzirung erfolgte und daraus die Divergenz hervorgehen ließ, andererseits die bei allem Reichthum doch unzulänglichen paläontologischen Urkunden lassen verstehen, wie fast überall für die Zusammenhänge bedeutende Lücken bestehen. Sie sind am größten für die Anfänge, und nehmen ab, je mehr wir uns in der Verzweigung eines Stammes dessen Enden nähern, ohne jedoch hier ganz zu verschwinden. Da für die Vergleichung der Organe die Stellung der Organismen im phylogenetischen System von größtem Belange ist, war jene Übersicht vorauszuschicken.

Ausführliches s. in E. HAECKEL's Systemat. Phylogenie der Wirbelthiere. Berlin 1895.

Eintheilung der Organe.

§ 37.

Eine Übersicht über die mannigfaltigen Organe des Thierkörpers ist von verschiedenen Standpunkten aus zu gewinnen. Die älteste geht von den Functionen aus, welche die Organe und die Systeme, zu denen sie vereinigt sind, dem Organismus leisten. Diese Verrichtungen können wieder in engere und weitere Begriffe zusammengefasst werden: Ernährungsorgan ist z. B. ein solch weiterer Begriff, der die Organe der Aufnahme und der Veränderungen des Nahrungsmaterials, sowie die Organe der Vertheilung des daraus gewonnenen ernährenden Fluidum im Körper umschließt. Er erweitert sich durch Aufnahme der Organe der Fortpflanzung oder der Organe der Erhaltung der Art, zu dem Begriffe der Erhaltungsorgane. Indem bei dieser Art von Eintheilung nur das physiologische Moment in den Vordergrund tritt, ist jede concrete Vorstellung von dem morphologischen Verhalten der Organe geschwunden, und es fließen dabei morphologisch überaus mannigfaltige Organgebilde in einander. So zweckmäßig auch dieser Modus der organologischen Systematik nach der physiologischen Seite sein mag, so wenig eignet er sich für die Morphologie. Wir lassen daher das System der Organe auf morphologischer Grundlage fußen, von den *Keimblättern* ausgehend.

Für die hier allein in speciellere Betrachtung kommenden Vertebraten wäre das ausführbar, nachdem die Abkömmlinge der Keimblätter als festgestellt wenigstens angenommen werden. Allein wir sind der Meinung, dass hierüber noch manche wichtige Fragen der Erledigung harren, in Folge dessen eine darauf gestützte Eintheilung eine schwache Basis hätte. Das gilt vor Allem hinsichtlich des Mesoderms, welches wir als nicht zu den primitiven Keimblättern gehörig betrachten

dürfen. Zusammengehörige Organsysteme erscheinen damit in genetischer Trennung. Desshalb ziehe ich vor, von jener Eintheilung abzusehen.

Ich betrachte:

I. das *Integument* oder *Hautsystem*.

Für dieses ist das Ectoderm der Ausgangspunkt, und dieses liefert die wesentlichsten Organe.

II. *Skeletsystem*.

Die systematische Stellung könnte zweifelhaft sein, da für den ersten Zustand (Chorda) das Entoderm in Betracht kommt und fernerhin auch das Mesoderm. Ob das erstere Verhalten ein ursprüngliches ist, erscheint in hohem Grade zweifelhaft; und bezüglich der Mesodermbetheiligung ist von Wichtigkeit, dass zwar das Mesoderm die Grundlage abgiebt, in welcher der Aufbau geschieht, dass aber noch nicht entschieden ist, ob die thätigen Formbestandtheile gleichfalls dem Mesoderm entstammen oder nicht. Daraus motivirt sich die dem Skeletsystem hier zugewiesene Stellung wenigstens als eine provisorische.

III. *Muskelsystem*.

In seinem ersten Auftreten im Thierreiche als ein Abkömmling des Ectoderms bekannt, sehen wir das Muskelsystem bei Wirbelthieren dem Mesoderm entsprungen, so dass eine Durchführung jenes Princips es dem mittleren Keimblatte zuweisen muss. Ich sehe aber davon ab, nicht bloß aus Zweckmäßigkeitsgründen, sondern vielmehr, weil die primitive Abstammung der Muskulatur vom Ectoderm auch da, wo sie nicht mehr unmittelbar wahrzunehmen ist, in dem Zusammenhange der Muskulatur mit dem Nervensysteme jene Beziehung zu erkennen giebt. Daher muss es fraglich erscheinen, ob der Mesodermbildung der Wirbelthiere ein absolut primitives Verhalten zu Grunde liegt.

IV. *Nervensystem*.

Die ectodermale Abstammung ist hier eben so außer Frage, wie jene der

V. *Sinnesorgane*,

welche bei aller Verschiedenheit sich in jenem Punkte gemeinsam verhalten.

VI. *Darmsystem*.

Für den die nutritorische Function vollziehenden Organcomplex bietet das Entoderm die Grundlage, aber in der Umwandlung jener Theile kommt dem Mesoderm eine Bedeutung zu, und für die Anfangsstrecke ist auch das Ectoderm betheiligt. Wie beim Skeletsystem kommen also alle drei Keimblätter in Betracht, aber auch hier nicht in so gleichartiger Weise, dass nicht einem davon das functionelle und auch morphologische Übergewicht zufiele, und dieses eine Keimblatt ist das Entoderm.

VII. *Gefäßsystem*.

Nicht bloß die functionellen Beziehungen zum Darmsysteme, die in der Vertheilung einer aus dem Darme gewonnenen ernährenden Flüssigkeit im Körper beruhen, lassen das Gefäßsystem dem Darmsysteme anreihen, sondern auch der erste, freilich nur in Spuren erhaltene Aufbau erweist mit jenem einen morphologischen Zusammenhang.

VIII. *Cölom* und *Urogenitalsystem* sind zweifellos mesodermalen Ursprunges.

Die Anlage der Organe bleibt überall nicht auf das zuerst betheiligte Keimblatt beschränkt, sehr bald treten auch von anderen Blättern Bestandtheile hinzu, und da ist es das Mesoderm, welches überall in Dienstleistung tritt.

Literatur.

§ 38.

Von der überaus umfänglichen Literatur müssen wir uns beschränken das Wichtigste aufzuführen.

a. Umfangreichere Werke.

CUVIER, G., Leçons d'anatomie comparée recueillies et publiés par DUMÉRIL et DUVERNOY. 5 vols. Paris 1798—1805. Unter dem Titel: Vorlesungen über vergl. Anatomie, übersetzt und mit Anmerkungen versehen von H. FRORIEP und J. F. MECKEL. 4 Bde. Leipzig 1809—10.

—— Leçons etc., recueillies et publiées par DUMÉRIL. Seconde édition. Tomes VIII. Paris 1835—46.

MECKEL, J. F., System der vergl. Anatomie. 6 Bde. Halle 1821—33 (unvollendet).

MILNE-EDWARDS, H., Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. T. I—XIV. Paris 1857—80.

b. Hand- und Lehrbücher.

CARUS, C. G., Lehrbuch der Zootomie. Leipzig 1818. Zweite Auflage als Lehrbuch der vergl. Zootomie. 2 Bde. Leipzig 1834.

WAGNER, R., Handbuch der vergleichenden Anatomie. 2 Bde. Leipzig 1834. Neue Auflage als: Lehrbuch der Zootomie. 2 Bde. Leipzig 1843—48. (Zweiter Band, die Anatomie der wirbellosen Thiere, von H. FREY und R. LEUCKART.)

v. SIEBOLD und STANNIUS, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 2 Bde. Berlin 1845. Zweite Auflage als Lehrbuch der Zootomie. Bis jetzt nur Band I, Heft 1—2, Anatomie der Fische und Amphibien enthaltend.

BERGMANN, C. und R. LEUCKART, Anatomisch-physiologische Übersicht des Thierreichs. Stuttgart 1852.

OWEN, R., Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals. 2. Aufl. London 1855. — Of the vertebrate animals. P. I. Fishes. London 1846.

—— On the anatomy of vertebrates. Vol. I—III. London 1866—68.

JONES, RYMER, General outline of the organisation of the animal kingdom, and manual of comparative anatomy. 4th Edit. London 1871.

HARTING, P., Leerboek van de Grondbeginselen der Dierkunde in haren geheelen Omvang. Deel I—III. Tiel 1864—74. Enthält auch die vergl. Anatomie.

GEGENBAUR, C., Grundzüge der vergl. Anat. 2. Aufl. Leipzig 1870.

—— Grundriss der vergl. Anat. 2. Aufl. Leipzig 1878.

LEYDIG, F., Vom Bau des thierischen Körpers. I. Band, 1. Hälfte. Tübingen 1864.

HUXLEY, TH. H., A manual of the anatomy of vertebrated animals. London 1871.

—— —— of invertebrated animals. London 1877.

Deutsch: Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere, übersetzt von RATZEL. Breslau 1873; und Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere, übersetzt von SPENGEL. Leipzig 1878.

VOGT, C. und E. YUNG, Lehrb. d. prakt. vergl. Anat. Braunschweig 1888.

WIEDERSHEIM, R., Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Thl. 1—2. 3. Aufl. Jena 1893.

— Lehrbuch der vergl. Anatomie. 3. Aufl. Jena 1886.

c. Paläontologische Hand- und Lehrbücher.

ZITTEL, K. A., Handb. d. Paläontologie. 1. Abth. Bd. III u. IV. München u. Leipzig 1887—93.

STEINMANN, G. und L. DÖDERLEIN, Elemente der Paläontologie. Leipzig 1890.

d. Vergleichende Gewebelehre.

LEYDIG, F., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857.

FOL, H., Vergleichende mikr. Anatomie. Unbeendet. Leipzig 1896.

e. Ontogenie.

FOSTER, M. and F. M. BALFOUR, The Elements of Embryology. London. Macmillan & Co. P. i. 1874. Deutsche Ausgabe von N. KLEINENBERG. Leipzig 1876.

KÖLLIKER, A., Entwickelungsgeschichte des Menschen u. der höheren Thiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.

SCHULTZE, O., Grundriss d. Entw. d. M. u. d. Th. Leipzig 1897.

BALFOUR, F. M., Manual of comparative Embryology. Vol. I. II. London. Übersetzt von VETTER. 2 Bde. Jena 1880—81.

HERTWIG, O., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte. 5. Aufl. Jena 1896.

BONNET, R., Grundriss der Entw. der Haussäugethiere. Berlin 1891.

MINOT, CH. S., Lehrb. d. Entwickelungsgesch. d. Menschen. Deutsche Ausgabe. 1894.

f. Phylogenie.

HAECKEL, E., Systematische Phylogenie der Wirbelthiere. Berlin 1895.

Außer diesen Werken ist auf zahlreiche Monographien zu verweisen, sowie auf Abhandlungen und Aufsätze in den Schriften der Academien und anderer gelehrten Gesellschaften, sowie der Zeitschriften für Naturgeschichte, Morphologie, für Zoologie und für Anatomie.

Von den *für die Wirbelthiere wichtigsten Schriften*, die entweder die gesammte, oder doch mehrfache Theile der Organisation größerer oder kleinerer Abtheilungen behandeln, führen wir die folgenden auf:

Acrania: MÜLLER, J., Über den Bau und die Lebenserscheinungen des Branchiostoma lubricum. Abh. d. Berl. Acad. 1844. GOODSIR, J., Transact. Royal Soc. of Edinburgh. T. XV. I. KOWALEVSKY, A., Entw. d. Amphioxus. Mém. Acad. imp. de St. Pétersbourg. Ser. VII. T. XI. ROLPH, W., Über den Bau von Amphioxus. Morph. Jahrb. Bd. II. HATSCHEK, B., Stud. über Entw. v. Amphioxus. Wien 1881. — Ders., Die Metamerie des Amphioxus. Verh. d. Anat. Ges. zu Wien 1892. ROHON, J. V., Unters. üb. Amphioxus lanc. Denkschr. d. Wiener Acad., Math.-Naturw. Cl. Bd. XLV. Abth. II. LANKESTER, E. R., Contribut. to the knowledge of Amphioxus. Quart. Journal of micr. sc. Vol. XXIX—XXXI. BOVERI, TH., Über d. Bildungsstätte d. Geschlechtsdrüsen u. die Entstehung d. Genitalkammern b. Amphioxus. Anat. Anz. VII. WILLEY, A., Amphioxus and the ancestry of Vertebrates. New York 1894.

Cyclostomen: MÜLLER, J., Vergl. Anat. der Myxinoiden. Abhandl. d. Berl. Acad. 1835—45. RATHKE, H., Bemerk. über den inneren Bau der Pricke. Danzig 1825. — Ders., Über den Bau des Querders. Beitr. z. Gesch. der Thierwelt IV. Halle 1827. LANGERHANS, P., Unters. üb. Petromyzon Planeri. Freib. 1873. SCOTT, W. B., Beitr. z. Entw.-Gesch. der Petromyzonten. Morph. Jahrb. Bd. VII. SCHNEIDER, A., Beitr. z. vergl. Anat. u. Entw. d. Wirbelthiere. Berlin 1877. JULIN, CH., Rech. sur l'appareil vasculaire et le système nerveux périphérique. Archives de Biologie.

T. VIII. GOETTE, AL., Abh. z. Entw. d. Thiere. Fünftes Heft. (Petromyzon fluviatilis I.) 1890.

Fische: MONRO, A., The structure and physiology of fishes. Edinburgh 1785. Deutsch von SCHNEIDER. 1787. CUVIER et VALENCIENNES, Hist. naturelle des poissons. XXII vols. Paris 1828—48. AGASSIZ, L., Recherches sur les poissons fossiles. V vols av. Atlas. 1833—43. STANNIUS, H., Symbolae ad anat. piscium. Rostock 1839. AGASSIZ, L. et C. VOGT, Anatomie des Salmones. Neufchâtel 1845. MÜLLER, J., Bau und Grenzen d. Ganoiden. Abh. d. Berl. Acad. 1846. WAGNER, A., De spatulaviarum anatome. Diss. Berol. 1848. LEYDIG, F., Beiträge z. mikr. Anat. der Rochen und Haie. Leipzig 1852. OWEN, R., Decription of Lepidosiren annectens. Transact. Linn. Soc. vol. XVIII. BISCHOFF, TH. L. W., Lepidosiren paradoxa. Leipzig 1840. PETERS, Lepidosiren. Arch. f. Anat. u. Phys. 1845. GÜNTHER, ALB., Ceratodus Forsteri. Philos. Transact. 1871. ECKER, A., Untersuch. z. Ichthyologie. Freiburg 1857. HARTING, P., Notices zoolog., anatom. et histol. sur Orthagoriscus mola. Amsterdam 1865. BALFOUR, F. M., A Monograph of the development of Elasmobranch fishes. London 1878. MARCUSEN, J., Die Familie der Mormyren. Anat.-zoolog. Abh. Mém. acad. impériale de St. Pétersb. Ser. VII. Tom. VII. EMERY, C., (Fierasfer). Sist. Anat. et Biolog. delle specie mediterranee. Accad. dei Lincei. T. 7. AYERS, H., Beitr. z. Anat. u. Phys. d. Dipnoer. Jen. Zeitschr. Bd. XVIII. BALFOUR, F. M. and W. H. PARKER, Structure and Development of Lepidosteus. Philos. Transact. 1882. P. II. PANCERI, P. e L. DE SANCTIS, Alcuni organi delle Cephaloptera Giorna. Napoli 1869. PARKER, W. N., Anat. and Phys. of Protopterus annectens. Transact. R. Irish Acad. T. V. GÜNTHER, A., An Introduction in the study of fishes. Edinburgh 1880. SEMON, R., D. äußere Entwickelung von Ceratodus Forsteri. Zoolog. Forschungsreisen. 1893. DEAN, B., Fishes, living and fossil. New York 1895. SALENSKY, W., Entwickel. v. Acipenser ruthenus. Kasan 1878 (Russisch).

Amphibien: CUVIER, G., in Recueil d'observations de Zoologie et d'Anat. comp. I. Paris 1805. RUSCONI, M. e CONFIGLIACHI, Del Proteo angúineo di Laurenti monografia. Pavia 1818. RUSCONI, M., Observations anatomiques sur la Siren mise en parallel avec le Protee etc. Pavie 1839. Derselbe, Hist. nat. developpement et metamorphose de la Salamandre terrestre. Pavie 1854. MÜLLER, J., Beitr. z. Anat. d. Amphib. Zeitschr. f. Physiologie. T. IV. 1832. DUGÈS, ANT., Rech. sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. Paris Acad. de Sc. Savans étrangers. T. VI. 1835. MAYER, Z. Anat. d. Amph. Analecten f. vergl. Anat. Bonn 1835. CALORI, L., Sulla anat. del axolotl. Memorie della Accad. di Bologna. T. III. 1851. RATHKE, H., (Coecilia annulata). Arch. f. Anat. u. Phys. 1852. S. 334. LEYDIG, F., Untersuch. über Fische u. Rept. Berlin 1853. VAILLANT, L. (Siren lacertina). Ann. sc. nat. Sér. IV. T. XVIII. FISCHER, J. G., Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1864. HYRTL, J., Cryptobranchus japonicus. Vindobonae 1865. VAN DER HOEVEN, J., Aanteekeningen over de Anatomie van den Cryptobranchus japonicus. Haarlem 1862. Derselbe, Ontleed-een deerkundige Bijdragen tot de Kenniss van Menobranchus. Leyden 1867. WIEDERSHEIM, R., Salamandra perspicillata etc. Genua 1875. Derselbe, Z. Anat. d. Amblystoma Weismanni. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII. GOETTE, AL., Entwickelungsgesch. d. Unke. Leipzig 1873. HOFFMANN, C. K., Amphibien in BRONN's Thierreich. Leipzig u. Heidelberg 1873—78. SARASIN, P. u. F., Ergebnisse naturw. Forschungen auf Ceylon. Bd. II, Heft 1. 2. Wiesbaden 1884—86. (Ichthyophis.) WILDER, H. H., A Contribut. to the Anat. of Siren lacertina. Zool. Jahrb. Bd. IV. 1891. GAUPP, E., ECKER's u. WIEDERSHEIM's Anat. des Frosches. Braunschweig 1896.

Sauropsiden: TIEDEMANN, FR., Anatom. u. Naturgesch. der Vögel. Heidelberg 1810—14. BOJANUS, Anat. testudinis europaeae. Vilnae 1819. DUMÉRIL et BIBRON, Erpetologie générale. Paris 1834—54. DUVERNOY, Serpens. Ann. sc. nat. Sér. I. T. XXX. RATHKE, H., Entwick. der Natter. Königsberg 1837. — Derselbe,

Entwick. der Schildkröten. Braunschweig 1848. OWEN, R., On the anatomy of the southern Apteryx. Transact. Zool. Soc. Vol. II. III. Derselbe, Artikel: Aves in TODD's Cyclopaedia. CALORI, L. (Uromastix). Mem. della accad. di Bologna. Ser. III. T. II. 1863. RATHKE, H., Entw. u. Körperbau der Krokodile. Braunschw. 1866. GÜNTHER, ALB. (Hatteria). Philos. Transact. 1867. LEYDIG, F., Die in Deutschland lebenden Saurier. Tübingen 1872. ALIX, E., L'appareil locomoteur des Oiseaux. Paris 1874. WIEDERSHEIM, R. (Phyllodactylus europ.). Morph. Jahrb. Bd. I. WATSON, M., Anatomy of the Spheniscidae. Challenger Exped. B. XVIII. FÜRBRINGER, M., Unters. z. Morph. u. Systematik der Vögel. Bd. I. II. Amsterdam 1888. PARKER, T. J., On the anatomy and Development of Apteryx. Philos. Transact. Royal Soc. 1891—92. C. K. HOFFMANN in BRONN's Thierreich.

Mammalia: MECKEL, J. F., Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatom. Lips. 1826. SEMON, R., Beobacht. über Monotremen etc. in Zoolog. Forschungsreisen. Bd. II. VROLIK, W. (Dendrolagus). Verhandel. d. K. Acad. Amsterdam. Bd. V. OWEN, R., Monotremata in TODD's Cyclopaedia. Derselbe, Marsupialia, ibidem. SELENKA, E., Studien über Entwickelungsgesch. d. Thiere. I, III—V. Wiesbaden 1883—91.

STRAUSS-DÜRCKHEIM, H., Anatomie du Chat. Vols II. Paris 1845. LECHE, W., Anat. der Beckenorgane bei Insectivoren. 1883. ELLENBERGER u. BAUM, Anatomie des Hundes. Berlin 1891.

FRANCK, L., Anatomie der Hausthiere. Stuttgart 1871. BRANDT, (Lama). Mém. Acad. St. Pétersbourg. 1841. OWEN, R., (Giraffe). Transact. Zool. Soc. Vol. II. Derselbe. (Rhinoceros). Ibidem, Vol. IV. MURIE, J., (Manatus). Transact. Zool. Soc. Vol. VIII.

CAMPER, P., Observat. sur la structure intime et le squelette des Cétacées. Paris 1820. RAPP, W., Die Cetaceen. Stuttgart u. Tübingen 1837. VROLIK, W., Natuur- en ontleedkund. Beschouwing van den Hyperoodon. Haarlem 1848. ESCHRICHT, D. F., Unters. über die nord. Walthiere. Leipzig 1849. MURIE, J., Globiocephalus, Otaria, Trichechus. Transact. Zool. Soc. Vol. VII. VIII. KÜKENTHAL, W., Vergl. Anat. u. Entwickelungsgesch. Untersuch. von Walthieren. Thl. 1 u. 2. Jena 1883—93. WEBER, M., Anatomisches über Cetaceen. Morph. Jahrb. Bd. XIII. Derselbe, Studien über Säugethiere. Jena 1886. STRUTHERS, J., Anat. of the Humpback Whale. Edinburgh 1889.

RAPP, W., Anat. Unters. üb. d. Edentaten. 2. Aufl. Tübingen 1852. OWEN, R., (Myrmecophaga jubata). Transact. Zool. Soc. Vol. IV. HYRTL, J., (Chlamydophorus truncatus). Denkschr. d. Wiener Acad. Bd. IX. 1855. POUCHET, G., Mém. sur le grand Fourmilier. Paris 1874. WEBER, M., (Manis). Zool. Ergebnisse einer Reise etc. Bd. II. Leiden 1891.

PALLAS, Nov. spec. quadrup. e glirium ordine. Erlangen 1778. TULLBERG, T., Über einige Muriden aus Kamerun. 1893. KRAUSE, W., Anat. d. Kaninchens. 2. Aufl. Leipzig 1884.

CAMPER, P., Descript. anat. d'un Elephant mâle. Paris 1802.

BURMEISTER, H., Beitr. z. näheren Kenntnis der Gattung Tarsius. Berlin 1846. VAN DER HOEVEN, J., (Stenops). Verhandel. d. Acad. Amsterdam. T. VIII. OWEN, R., Monograph on the Aye-Aye. London 1863. PETERS, W., (Chiromys). Abh. d. Berl. Acad. 1865. MURIE, J., Lemuriden. Transact. Zool. Soc. T. VII. LECHE, W., (Galeopithecus). K. Schwed. Acad. d. Wiss. Bd. XXI. 1885.

TYSON, Anatomy of a Pygmy. Sec. edit. London 1751. VROLIK, W., Rech. d. anat. comp. sur le Chimpanse. Amsterdam 1841. DUVERNOY, G. L., Caract. anat. des grands singes. Archives du Museum. T. VIII. BISCHOFF, TH. L. W., Beitr. z. Anat. d. Hylobates leuciscus. München 1873. KOHLBRÜGGE, Versuch einer Anatomie d. Genus Hylobates aus M. WEBER's Zoolog. Ergebnissen. Bd. II. Leiden 1891. RUGE, G., Anat. Unters. über den Rumpf d. Hylobates. Ebenda.

Vom Integument.

Allgemeines.

§ 39.

Die Körperhülle der *Metazoen* wird in ihren primitiven Zuständen allgemein durch die oben als Ectoderm bezeichnete einfache Zellschicht dargestellt. Aus diesem Primitivorgane gehen nicht nur mancherlei andere wichtige Organe hervor, die von der Körperoberfläche sich trennend, eine tiefere Lage erhalten, sondern auch das was nicht zu jenen Organen verwendet wird, bietet wiederum den Ausgangspunkt zu vielerlei neuen Bildungen, die morphologisch wie physiologisch für den Organismus bedeutungsvoll werden. Es fließt also von daher eine reiche Quelle von Umgestaltungen des Organismus.

Wie *Nervensystem* und *Sinnesorgane* durch die, die Beziehung zur Außenwelt vermittelnde Bedeutung des primitiven Ectoderms hervorgingen, so gehen nicht minder Organe, die der *Athmung* dienen, aus ihm hervor, indem die Körperoberfläche mit dem umgebenden Medium in stetem Contacte einen Austausch von Gasen zu vermitteln im Stande ist. Setzt diese Thätigkeit einen gewissen Zustand des Integuments voraus, der nur bei dem Aufenthalte im Wasser besteht, so schwindet die respiratorische Function des Integuments bei einem Wechsel jenes Mediums, oder sie mindert sich mit der Ausbildung besonderer, jenem Zwecke dienender Organe.

In gleicher Weise ist es die Function der *Ortsbewegung*, welche aus jener Beziehung des Ectoderms zur Außenwelt entspringt. Eine schon bei den Protozoen locomotorisch wirksame, wenn auch noch bei manchen anderen Verrichtungen betheiligte Einrichtung kommt auch bei den Metazoen zur Geltung, indem die Zellen des Ectoderms sich mit *Cilien* versehen, durch deren Thätigkeit nicht bloß der Ortswechsel im Wasser eine rasche Förderung empfängt, sondern auch die respiratorische Function unterstützt wird.

Endlich treffen wir von jener selben Körperschicht ausgehend die Bildung mannigfaltiger *Organe des Schutzes*, bald nur für bestimmte Regionen des Körpers, bald über dessen Gesammtheit ausgedehnt. Diese Gebilde sind zum großen Theile die Producte der abscheidenden Thätigkeit der epithelialen Zellschicht des Ectoderms, welches sich auch sonst in der Entstehung von besonderen Organen, den *Drüsen*, kund giebt.

Vom Integument der Wirbellosen.

Cilien.

§ 40.

Ein Blick auf das Verhalten des Integuments der niederen Thiere zeigt uns das Fortbestehen des primitiven Befundes, in so fern das epitheliale Ectoderm in einfacher Schichtung als *Epidermis* sich forterhält und damit ausschließlich die eigentliche Körperhülle bildet. Die Formelemente derselben stellen bald niedere, bald höhere Zellen vor, im letzteren Falle zuweilen von außerordentlicher Schlankheit, wie bei manchen Cölenteraten (Actinien). Im Allgemeinen aber herrscht die sogenannte Cylinderform vor.

In großer Verbreitung ergiebt sich ein *Cilienbesatz*. Eine einzige, meist sehr lange Wimper tragen jene Elemente bei Cölenteraten (Geißelzellen), welches Verhalten auch sonst noch hin und wieder sich trifft, indess in höheren Formen ein reicherer Wimperbesatz der Zellen die Regel bildet. Cilientragendes Integument besitzen nicht nur die Jugendzustände fast aller Abtheilungen — (ausgenommen die Arthropoden und die Tunicaten) — sondern es erhält sich auch vielfach, bald in allgemeiner Verbreitung wie bei vielen Würmern (Turbellaria , bald in localem Vorkommen (Mollusken). In der *Bewimperung* kann daher eine fundamentale Einrichtung gesehen werden, der gegenüber das Fehlen der Cilien in den genannten Abtheilungen wie auch in manchen kleineren Gruppen, einen secundären Zustand als Ausnahme bildet.

Die Bedeutung des Cilienbesatzes des Körpers für die Locomotion gestaltet sich verschieden nach dem Körpervolum. Während sie bei geringem Körperumfange jene Leistung voll zu besorgen vermag, ändern sich die Verhältnisse mit dem Wachsthume. Dann gewinnen die Cilien häufig an bestimmten Örtlichkeiten eine bedeutendere Entfaltung, wie dieses bei den Wimperschnüren oder Kränzen der Fall ist, und mächtigere Cilien übernehmen hier vorwiegend jene Function. Dann kann sich der Cilienbesatz sogar auf jene einzelnen Strecken beschränken.

Die größte Ausbildung erfährt dieser Apparat bei den Ctenophoren.

In anderer Art wird die Wirksamkeit der Cilien erhöht durch Fortsatzbildungen des Körpers, welche entweder den gemeinsamen Wimperbesatz oder differenzirtere Cilienreihen tragen. Wimpernde Fortsätze besitzen manche Larven von Platyelminthen (Planarien). Eine Wimperschnur ist an den ohrartigen Zipfeln etc. des Körpers aufgereiht (Echinodermenlarven) und empfängt bei anderen Abtheilungen eine bedeutende Ausdehnung (Plutensform).

Während die Bewimperung bei diesen Zuständen mehr vergänglichen Einrichtungen angehört, und in den späteren Stadien weder bei Echinodermen noch bei Mollusken von locomotorischem Werthe sich darstellt, wird sie unter den Würmern auch bei dem Verluste der einen Function im Dienste einer anderen verwendet. Sie wirkt zum Herbeischaffen des Nährmaterials, indem cilientragende

Fortsätze in der Nachbarschaft des Mundes sich ausbilden. Das festsitzende Thier erweitert dadurch sein Gebiet in die Umgebung und compensirt den Mangel der Ortsbewegung. Bei den sessilen *Rotatorien* wird der bei den anderen locomotorische Wimperkranz über jene Fortsätze entfaltet, und allgemein sind die sogenannten Tentakel der *Bryozoen* von derselben Bedeutung. Die cilientragenden Tentakel, welche die Arme der *Brachiopoden* besitzen, finden sich mit derselben Function betraut, wie auch unter den Anneliden bei den Tubicolen ähnlich thätige Apparate, wenn auch in anderer Art gebildet, zur Entfaltung gelangt sind. Überall ist es der Wimperbesatz des Körpers, welcher von Fortsätzen weit hinaus getragen, die Zuleitung von Nahrung aus dem umgebenden Wasser besorgt.

So kommt die bei Protisten verbreitete Cilienbildung zu mannigfachen Leistungen und ruft selbst am Körper zahlreiche Umgestaltungen hervor, denn alle cilienbesetzten Organe sind auf Grund des Cilienbesatzes zu einem besonderen Werthe und damit zur Entfaltung gelangt.

Cuticularbildung. Hautskelet.

§ 41.

Der Mangel des Wimperbesatzes verknüpft sich mit einem Vorgange, der auf der *abscheidenden Thätigkeit* der epidermoidalen Formelemente beruht. Die freie Oberfläche derselben, die häufig schon bei dem Bestehen von Cilien durch eine verdichtete, von den Cilien durchsetzte Substanzlage gebildet ist, bedeckt sich bei Manchen mit einer *Cuticula*, welche auch zu bedeutender Mächtigkeit gelangen und in verschiedenartiger chemischer Umwandlung sogar ansehnliche Festigkeit gewinnen kann. Aus solchen über den größten Theil des Körpers verbreiteten Vorgängen entstehen schon bei den *Cölenteraten* vielerlei Gehäusebildungen (*Hydroidpolypen*). Auch bei den *Bryozoen* sind ähnliche Verhältnisse allgemein. Bei manchen Abtheilungen der Würmer, z. B. bei Anneliden, Hirudineen, ist die Cuticularschicht über die gesammte Oberfläche des Körpers verbreitet und gewinnt bei anderen sogar eine bedeutende Mächtigkeit (*Nemathelminthen*).

In diesen Fällen ist der Vorgang der gleiche, wie verschieden sich auch das Abscheideproduct verhalten mag, auch in Bezug auf den Zusammenhang mit dem Körper vermittels der abscheidenden Epidermisschicht. In dieser Hinsicht ergeben sich zwei extreme Zustände: während in dem einen Falle das abgeschiedene Material zwar den Körper als ein mehr oder minder festes Gebilde lose umgiebt, wie das Gehäuse mancher sessilen Rotatorien, auch die Röhren tubicoler Anneliden, ist es im anderen Falle mit der es liefernden Epidermis in continuirlich bleibendem Zusammenhange und wird dadurch ein Bestandtheil des Organismus wie bei den Nemathelminthen. Diese Extreme sind durch Zwischenstufen verknüpft.

Aus diesem auf der Abscheidung beruhenden Vorgange wird dem Integumente eine neue Function, indem die Cuticularbildung nicht bloß zum Schutze dient, sondern auch *mit der Zunahme an Festigkeit ein Stützorgan vorstellt*, wie wir es schon in einzelnen Abtheilungen der Vermes antreffen.

Bei den Articulaten erreicht die Cuticularbildung die größte Bedeutung, sie bildet bei diesen den bedeutendsten Theil des Integuments. Die unter der Cuticula liegende ectodermale Zellenschicht hat hier, wie in den anderen Fällen von vorherrschender Cuticularbildung (z. B. Nematoden), nur noch die Function einer Matrix. Ihre Elemente bilden nicht mehr ein Cylinderepithel, sondern sind abgeplattet, auch in minder regelmäßiger Anordnung. Dieses Zurücktreten gegen die von ihr gelieferten Chitinschichten hat das Ectoderm hier als *Hypodermis* bezeichnen lassen. Die Dicke und Festigkeit der Cuticula wechselt außerordentlich. Weich und nachgiebig ist sie an den Gelenken der Körpersegmente, fester dagegen zumeist an den Segmenten selbst, sowie an den Gliedmaßen; doch bewegt sich ihre physikalische Beschaffenheit innerhalb einer großen Breite, und von weicher Körperhülle (Spinnen, Insectenlarven und einzelne Theile selbst vieler ausgebildeter Insecten) finden sich alle Übergänge zu dem starren Panzer (Krustenthiere, Tausendfüße, Scorpione und unter den Insecten die Käfer). Der verschiedene Grad der Festigkeit hängt nicht bloß von der Dicke der Cuticula, sondern auch von dem Maße der Chitinisirung der Schichten derselben ab. Zur Erhöhung der Festigkeit dieses Chitinpanzers trägt, außer der Verdickung und Vermehrung der einzelnen Schichten, noch die Ablagerung von Kalksalzen beträchtlich bei, womit die elastische Beschaffenheit in gleichem Grade schwindet.

Sowohl durch Chitinisirung als auch durch Verkalkung setzt dieser Theil des Integuments der Ausdehnung des Körpervolums beim Wachsthum eine Grenze. So lange letzteres dauert, findet ein in bestimmten Intervallen sich wiederholendes Abwerfen der Cuticula — eine Häutung — statt, nachdem unter der abzustoßenden Haut sich bereits neue, erst allmählich festwerdende Cuticularschichten gebildet haben.

Der Art ihrer Entstehung gemäß zeigt die Cuticularschicht deutliche Lamellen, von denen die innersten, später gebildeten, meist von weicherer Beschaffenheit sind. In der Regel wird die Cuticula von Porencanälen durchsetzt, in welche Ausläufer der Matrix sich einsenken.

Die abscheidende Thätigkeit der Epidermis gewinnt auch bei beschränkterem Auftreten Bedeutung und lässt mannigfache Producte hervorgehen. Hierher gehören nicht bloß die vielartigen Borstenbildungen, die bei Ringelwürmern in Einsenkungen des Ectoderms entstehen, sondern auch jene durch Verkalkung ausgezeichnete Hartgebilde, wie sie der Haut der *Solenogastres*, beschränkter auch den *Placophoren* unter den Mollusken zukommen. Bei den letzteren gewinnen aber plattenförmige Verkalkungen von Cuticularschichten die Oberhand und es entsteht daraus ein Schutzapparat in eminentem Sinne (Chiton).

Was dort von einer Anzahl verkalkter Platten besorgt wird, das leistet bei den übrigen Mollusken ein Schalengebilde, welches selbst da, wo es sich ausgebildet in Gestalt von zwei Klappen zeigt (Bivalven!), als einheitlich angelegt erkennbar ist. In den einzelnen Abtheilungen der Mollusken in sehr verschiedener Richtung sich entfaltend, gewinnt die Schale mit der Ausdehnung der ihrer Bildung zugewiesenen dorsalen Integumentstrecke ein verschiedenes Maß des Umfanges und dient schließlich dem gesammten Körper als Gehäuse. Von da aus leiten aber auch wieder eben so viele Wege zur Rückbildung.

Obwohl die Cuticularbildung an diesen Gehäusen einen bedeutenden Antheil besitzt und, wie es scheint, den ersten Anfang dazu darbietet, so ist sie doch nicht der einzige, jene Gebilde erzeugende Process. Auch zeigt der feinere Bau der Schalen und Gehäuse mehrfache Schichten von verschiedenem Gefüge und darin manche für die größeren Abtheilungen geltende Unterschiede.

Drüsen des Integuments. Tracheen.

§ 42.

Während in den beiden großen Erscheinungsreihen, die von der abscheidenden Thätigkeit des Ectoderms ausgingen (Articulaten einerseits, andererseits bei den Mollusken), die gebildeten Producte in den dauernden Dienst des Organismus treten, liegt bei anderen Einrichtungen der Schwerpunkt in der Abscheidung selbst. Schon unter den Cölenteraten nimmt ein Theil der Ectodermzellen eine von den übrigen differente Entwickelung. So entstehen in jenen Elementen (Nematocysten) die als *Nesselorgane* bekannten, nicht wenig complicirten Gebilde im ganzen Stamme in allgemeiner Verbreitung. Wenn sie hier zu den charakteristischen Gebilden gehören und in großer Mannigfaltigkeit der Gestaltung und der Anordnung auftreten, so sind sie doch nicht auf den Cölenteratenstamm beschränkt. Sie finden sich wieder unter den Würmern bei manchen Turbellarien, bei denen verwandte Gebilde in den sogenannten Stäbchenzellen (Rhabditen) von allgemeiner Verbreitung sind. Auch unter den Mollusken begegnen wir Nesselzellen an bestimmten Stellen bei den Nudibranchiern. Andere Zellen wandeln ihre Substanz in anderes Material um, welches nach außen entleert werden kann, da diese Elemente an der Oberfläche des Körpers sich öffnen. Solche Gebilde, schon bei Actinien von mehrfacher Art, fungiren als Abscheideorgane, *Drüsen* niederster Form.

Einzelligen Drüsen begegnen wir fast nur im Integumente. Wie bei den Cölenteraten, so bleiben sie auch bei den Würmern großentheils in ihrer Ausdehnung auf die Dicke des Ectoderms beschränkt, bald in vereinzeltem, bald in gehäuftem Vorkommen. Bei manchen gewinnen einige von ihnen voluminösere Ausdehnung und senken sich mit ihrem größten Theile in das Körperparenchym. Der schlanke, das Integument durchsetzende Abschnitt stellt dann einen Ausführgang vor (Hirudineen, Clitellum der Lumbricinen).

Auch die Arthropoden bieten solche Beispiele dar. Hier wird die Einsenkung der Drüsenzelle um so nothwendiger, als die »Hypodermis« nur eine dünne Schicht vorstellt und die Cuticularbildung nur dem Ausführgang einen Weg gestattet.

Einzellige Drüsen zeichnen in reichem Maße auch das Integument der Mollusken aus. Sie finden sich hier in großer Mannigfaltigkeit der functionellen Bedeutung. Sind sie auch in der Regel formal von einfacherem Befunde, so bieten sich doch hier schon verschiedene Stufen einer Weiterbildung, woraus zusammengesetztere Organe entstehen (Gasteropoden).

Solche *zusammengesetzte Drüsen*bildungen finden sich mannigfach in Gestalt und Volum, wie nach der Örtlichkeit ihres Vorkommens. Meist dienen sie besonderen Functionen. Unter den Crustaceen vorhanden und bei Tracheaten, besonders unter

den Arachniden und Insecten, verbreitet, werden sie nach der Bedeutung ihres Secretes Speicheldrüsen, Spinndrüsen, Giftdrüsen, Stinkdrüsen etc. benannt. Bei Mollusken können sie durch bedeutendere Einsenkungen des Ectoderms vorgestellt werden.

Von Hautdrüsen leitet sich ein die *Tracheaten* charakterisirendes, der Athmung dienendes Organsystem ab, das der Tracheen, durch welche Luft im Körper vertheilt wird. Bei den Protracheaten (Peripatus) bestehen zahlreiche Einsenkungen des Integuments mit sackartiger Erweiterung, von welcher eine Anzahl feiner Röhrchen ausgeht, welche blind geendigt im Körper sich vertheilen. Die Anordnung dieser Organe ist bald unregelmäßig, bald lässt sie sowohl dorsale als auch ventrale Längsreihen erkennen. Sie stellen den niedersten Zustand einer bei den Übrigen differenzirteren Einrichtung vor. Man wird sich vorzustellen haben, dass Hautdrüsen durch Aufnahme von Luft ihre Function änderten und unter Verlängerung ihrer Drüsenröhren in die Reihe der Athmungsorgane getreten sind. Die chitinöse Beschaffenheit jener Röhren harmonirt mit dem Befunde von Drüsenröhren der Arthropoden, denen ebenfalls eine chitinöse Auskleidung zukommt.

Diese Organe treten bei den einzelnen Tracheatenclassen in bestimmtere Anordnung und lassen mancherlei neue Zustände hervorgehen, wobei auch die Mündung sich betheiligt. Sie bildet das »*Stigma*«, welches mit vielerlei dem Schutze und dem Verschlusse dienenden Einrichtungen sich umgiebt. Den *Myriapoden* kommt in jedem Rumpfmetamer ein Paar Stigmen zu, die in Tracheenbüschel führen. Auch bei den *Insecten* waltet die metamere Anordnung, wenn auch in mancher Reduction. Es kommt aber hier jederseits zu einer Verschmelzung von Tracheen zu Längsstämmen, die auch quere Verbindungen besitzen können, und zahlreiche Modificationen greifen an allen Theilen der Einrichtung Platz.

Bedeutendere Reductionen in der Stigmenzahl bieten die *Arachniden*, zugleich mit einer Umwandlung der Tracheenbüschel in blattartige an einander gereihte Lamellen, wie sie bei den Scorpionen und Spinnen als »Fächertracheen« vorkommen. Vier Paare solcher besitzen die Scorpione, zwei Paare die Mygaliden unter den Spinnen, welche im Übrigen nur ein Paar aufweisen. Aber auch Büscheltracheen, zum Theil mit Verzweigungen, haben sich erhalten, drei Paare bei den Solfugen, zwei Paare bei den Pseudoscorpionen. Bei manchen niederen Arachniden ist der Apparat auf ein Paar reducirt, und bei vielen Milben kommt auch dieses nicht zur Entfaltung. So zeigt sich von den Protracheaten her ein allmählich metamer sich ordnender und den mancherlei verschiedenen Organisationen anpassender Apparat in zahlreichen, hier nur angedeuteten Umbildungen unter allmählicher Reduction der ihn zusammensetzenden Einzelorgane, bis er in den fernsten Ausläufern des Tracheatenstammes seine Existenz einbüßt.

In anderer Art complicirt sich das Integument der *Tunicaten*. In frühen Entwickelungszuständen durch das einschichtige Ectoderm vorgestellt, wird von demselben bald eine dünne Cuticula gebildet, welche der Ausgangspunkt bedeutender Veränderungen wird. Bei einer Zunahme der cuticularen Schicht erscheinen in derselben Formelemente, Abkömmlinge des Ectoderms. Unter fortgesetzter Verdickung wird die Cuticularschicht zu einer Schicht von *Stützgewebe*, dessen Formelemente mit jenen des Bindegewebes übereinstimmen. Dieses Gewebe, von weicher, gallertartiger bis zu knorpelharter Consistenz, formt die als Mantel (Tunica) bezeichnete Hülle des Thieres. Es zeigt sich (bei Ascidien) auch bei der Fortpflanzung durch

Stolonen betheiligt und bietet darin eine einen höheren Zustand aussprechende Singularität. Diese wird ferner auch durch das chemische Verhalten bekundet, welches Cellulose erkennen lässt (Chitinmantel).

Anschlüsse an das Ectoderm.

§ 43.

Wenn wir das Integument bisher nur als vom Ectoderm und seinen cuticularen Abkömmlingen dargestellt betrachteten, so gründet sich das auf die Thatsache, dass die unterhalb des Ectoderms befindlichen Gewebsschichten des Körpers an jenen Sonderungen unbetheiligt waren. Vielfältig gehen jene Schichten, die mesodermalen Ursprungs sind, auch ins Innere des Körpers über und tragen zur Bildung des sogenannten »Parenchym« des Körpers bei, oder sie gehören einem anderen Organsystem an, dem Muskelsysteme. Außer diesem ist der Epidermis nur in beschränkterem Vorkommen noch eine zum Integumente zu rechnende Gewebsschicht angeschlossen, wie eine solche unter den Würmern bei Annulaten (Hirudineen, Anneliden) bekannt ist. Sie spielt aber keine hervorragende Rolle, und gehört dem Gewebe an, welches auch bei niederen Würmern im Parenchym derselben verbreitet ist.

Bei den *Echinodermen* kommt einer solchen Gewebsschicht eine große Bedeutung zu. Die unter dem Plattenepithel der Epidermis befindliche, meist sehr mächtige Bindegewebsschicht, deren Fasern sich nach allen Richtungen durchkreuzen, ist *durch Verkalkung zu einem Stützorgane* geworden. Die Kalkstücke bilden ein von unverkalkten Theilen durchzogenes Maschenwerk, sind in verschiedener Art unter einander verbunden, oder auch isolirt und dabei in ihrer stützenden Bedeutung zurücktretend (Holothurien). Die indifferentere Bezeichnung dieser Körperschicht als »*Perisom*« giebt der Auffassung der Eigenartigkeit des Verhaltens Ausdruck.

In der That liegt hier schon dadurch, dass dieses verkalkende Gewebe sich auch ins Innere fortsetzt, und hier gleichfalls oft bedeutende Stützgebilde liefert, etwas Besonderes vor. Wenn wir es hier beim Integumente aufführen, so giebt dazu Anlass die enge Beziehung zum Ectoderm, welches an vorspringenden Theilen des Körpers sogar häufig verloren geht, so dass jenes andere Gewebe auch die äußere Abgrenzung bildet.

Der Anschluss anderer Gewebsschichten an das Ectoderm ist bei der Mehrzahl der *Mollusken* nicht anders als bei den meisten Würmern, indem nur eine geringe Stützgewebslage die Muskulatur von der Epidermis trennt. Einzelne Muskelfasern können sogar bis zu letzterer gelangen. Nur in einzelnen Fällen bildet jenes Stützgewebe eine mächtige pellucide Schicht (Heteropoden), durch welche sogar ein großer Theil des gesammten Körpers vorgestellt wird.

Allgemeiner verbreitet ist eine bindegewebige Unterlage der einschichtigen Epidermis bei den *Cephalopoden*. Eine bedeutend starke Bindegewebsschicht ist die Trägerin der Epidermis. Allein die bei aller Mächtigkeit doch geringe Sonderung von der darunter befindlichen Muskulatur knüpft doch enger an niedere

Zustände an. Die im Volum gegebene Ausbildung dieser Schicht ist von einer in ihr bestehenden Sonderung der Formelemente des Bindegewebes begleitet, welche dem Integumente mannigfache Farbenerscheinungen verleiht. Nahe unter der Epidermis befindet sich eine Lage eigenthümlicher, das Licht in Silberglanz reflectirender Plättchen, und darunter eine einfache oder doppelte Schicht pigmentführender Zellen, die *Chromatophoren*.

Dieses sind verschiedene Bewegungszustände bietende Formelemente, deren Plasma der Träger eines diffusen oder körnigen Farbstoffes ist. Die *Chromatophoren* besitzen Fortsätze, durch welche sie mit der Nachbarschaft in Verbindung stehen. Ihr Spiel äußert sich durch Ausdehnung des farbtragenden Plasma in der Richtung jener Fortsätze, so dass sie in einer mit der Oberfläche des Körpers parallelen Ebene reich ramificirt sich darstellen, während im anderen Falle das Plasma sich auf ein Klümpchen zusammenzieht. Sie bedingen mit manchen anderen Complicirungen einen *Farbenwechsel*, und kommen auch bei anderen Mollusken vor (Pteropoden). Sie leiten sich von indifferenteren *Pigmentzellen* ab, welche, von mannigfaltiger Art, in allen Abtheilungen der Wirbellosen Verbreitung finden.

Von größerer Bedeutung als das in den Aufbau des Integuments eingehende Stützgewebe wird der schon mehrmals erwähnte Zusammenhang des Integuments mit der Muskulatur des Körpers. Dieser innige Anschluss der Muskulatur besteht bereits, durch genetische Beziehungen bedingt, bei Cölenteraten, und zeigt sich auch bei Würmern verbreitet, bald in mehr unregelmäßiger Weise, aber auch in mehreren, sich wechselseitig kreuzenden Schichten, und bildet mit dem Ectodermüberzuge einen »Hautmuskelschlauch«. Mag dieser auch in seiner Gesammtheit als Integument gelten, so hat man doch den contractilen Theil desselben als etwas neu Hinzugekommenes anzusehen, und um so schärfer vom ectodermalen Antheile zu scheiden, als Züge jener Muskulatur auch nicht selten den Körper (dorso-ventral) durchsetzen. So ist die Muskulatur nicht einseitig der Integumentbildung beizuzählen. Ähnlichem Verhalten in Betreff nachbarlicher Beziehungen der Muskulatur zum Integument begegnen wir bei den *Mollusken*. Muskulöse Züge finden sich hier oftmals fast unmittelbar unter der Epidermis und durchflechten sich nach der Tiefe mit anderen. In einzelnen Abtheilungen gewinnnt eine schichtenweise Anordnung locale Bedeutung, und auch einzelne Züge können gesondert bestehen.

Auch das viel selbständiger differenzirte Muskelsystem der *Articulaten* steht in inniger Verbindung mit dem Integument, indem es mit seiner oberflächlichen Anordnung am cuticularen Hautpanzer Befestigungsstellen gewinnt. Analog sind die Verbindungen der Muskulatur mit den Schalen und Gehäusen der *Mollusken*.

Neue Sonderungen.

§ 44.

Die Verbindung des Muskelsystems mit dem Integument lässt *vielerlei Fortsatzgebilde* des Körpers entstehen. *Daraus fließt eine reiche Quelle der Vielgestaltigkeit des äußeren Befundes vieler Thiere.* Wir rechnen hierher mannigfache Fortsätze

und Anhänge des Körpers, wie sie schon bei Plattwürmern (Planarien) bestehen, und bald als Tentakel, bald als Kiemen in einzelnen höheren Abtheilungen zur Ausbildung gelangen. Ferner zählen hierher Faltenbildungen des Hautmuskelschlauches, welche bei den Mollusken die mannigfachen dem Schutze der Kiemen dienenden *Mantelgebilde* vorstellen.

Nicht minder gehen aus jener Vereinigung auch Organe der Locomotion hervor. Bei den Anneliden treten borstenartige, in Einsenkungen der Epidermis entstandene Cuticulargebilde in Verbindung mit der Hautmuskulatur und können durch diese bewegt werden (Oligochäten). Indem diese Gebilde, oft in Gruppen und mannigfaltig gestaltet, der Metamerie des Körpers gemäß vertheilt sind, erfolgt mit ihrer Ausbildung auch eine Sonderung der sie tragenden Integumentstrecken, die je einen Fußstummel, *Parapodium*, vorstellen (*Chätopoden*). Wir können solche als ursprünglich einfache, von seitlichen Sonderungen des Hautmuskelschlauches entstandene Bildungen betrachten (Anneliden), an denen eine Trennung in einen dorsalen und einen ventralen Theil vor sich geht. Jedem Metamer können dann vier solcher Parapodien zukommen. Es sind die Anfänge *locomotorischer Gliedmaßen*, welche wir bei den Arthropoden in viel höherer Ausbildung sehen. Wenn bei diesen Organen das Integument zwar betheiligt ist, und sie wahrscheinlich sogar von einem Hautgebilde, wie sie an den Parapodien in mancherlei Cuticulargebilden (Borsten etc.) bestehen, ihren Ausgang genommen haben, so sind sie doch durch die Theilnahme des Muskelsystems an ihrem Aufbaue und ihrer Function nicht mehr den reinen Hautgebilden zuzurechnen.

In anderer Art erweisen sich aus der respiratorischen Function des Integuments entstandene Fortsatzbildungen, die als *Kiemen* bezeichnet werden. Wie die Tracheen in Anpassungen an die terrestre Lebensweise entstanden, so entsprechen die *Kiemen* dem Aufenthalte im Wasser.

Die *Vergrößerungen der Oberfläche des Körpers* in mancherlei Art bilden die ersten Zustände, die hierher zählen können, wenn sie auch noch nicht Kiemen sind. Diese erscheinen erst bei *Articulaten*, als einfachere oder verzweigte Organe an der Dorsalseite des Körpers mit den Parapodien verbunden (Anneliden) und werden in vielerlei immer die Vergrößerung der respirirenden Fläche bedingenden Differenzirungen als Anhänge der Gliedmaßen bei Crustaceen angetroffen. Bei den *Mollusken* sind die ersten Kiemen seitliche Hautfaltenreihen (*Placophoren*). Diese Örtlichkeit ist bedingt durch die ventrale Fußbildung, sowie durch die dorsal entfalteten Schutzplatten. Aus zwei Blättchenreihen in selbständigere Organe umgebildet, liegen sie auch den Kiemen der übrigen Mollusken zu Grunde, wo sie bei den *Lamellibranchiaten* in structureller Complication, etwas einfacher, aber durch den mit der Schale ausgebildeten »Mantel« in ihrer Lage beeinflusst, sowie auch zum Theil in Verlust der primitiven Duplicität, bei *Gasteropoden* vorkommen, und wieder paarig (vier oder zwei) den *Cephalopoden* zugetheilt sind. Zahlreich sind die Umgestaltungen, welche aus der Kiemenentfaltung auch am übrigen Körper entstehen und, wie z. B. die Einrichtungen für den Wasserwechsel, eine Erhöhung der Function hervorrufen.

So tritt das Integument aus der einfachen Schutzbedeutung in höhere Leistungen, und wirkt in diesen Verrichtungen mittelbar umgestaltend zugleich auf den Gesammtorganismus.

Zahllose andere Organsonderungen aus dem Integument müssen übergangen werden, uns nur an die hauptsächlichsten haltend, die durch ihre Verbreitung hervorragen. Selbst von solchen konnten nur die Umrisse angedeutet werden.

Vom Integument der Wirbelthiere.

Niederste Zustände und erster Aufbau.

§ 45.

In den mannigfachen am Integument der Wirbellosen angetroffenen Befunden war als fast durchgreifende Einrichtung ein einschichtiges Epithel zu erkennen, welches, aus dem *Ectoderm* entstanden, die Epidermis vorstellte.

Für die niedersten Zustände der Vertebraten, wie sie uns bei *Amphioxus* begegnen, bildet wieder das Ectoderm ein einschichtiges aus Cylinderzellen geformtes Epithel, die *Epidermis*, welche von einem Cuticularsaum mit feinen Porencanälen bedeckt wird. Diese einfache Epidermis ruht auf einer homogenen Basalmembran, welche wahrscheinlich das Product der ersteren ist. Sie besitzt eine, in Vergleichung mit der Epidermis, nicht geringe Mächtigkeit. Ihr folgt eine stärkere Lage von Gallertsubstanz, welche von einzelnen feinen Fasern senkrecht durchsetzt wird. Dadurch wird, allerdings nur formell, an das Verhalten des Gallertschirmes craspedoter Medusen erinnert. Den Abschluss dieser Schichtenfolge bildet eine epithelartige, aus platten Zellen zusammengesetzte Schicht, die Grenzlamelle der Cutis, ein Abkömmling des Mesoderms (HATSCHEK). Innerhalb der Epidermis besteht eine Verschiedenheit der Formelemente, indem einzelne derselben von bedeutenderem Umfange und des Cuticularsaumes entbehrend in secretorische Elemente, Schleimzellen (Becherzellen) umgewandelt sind, wie solche als *einzellige Drüsen* im Bereiche der Wirbellosen allgemeine Verbreitung hatten.

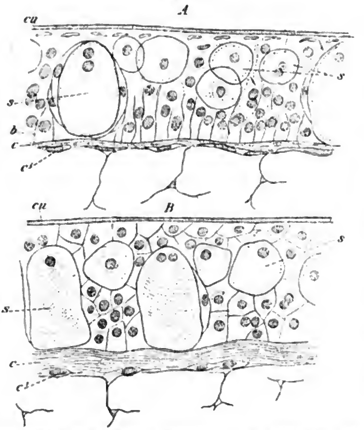
In dieser Gestaltung zeigt das Integument von Amphioxus sowohl Anschlüsse an niedere Zustände, als auch das Fundament zu einer höheren Ausbildung. Erstere erkennen wir in der Einschichtigkeit der Epidermis mit ihren Drüsenzellen: die Weiterbildung knüpft an die epitheliale Grenzlamelle an. In dieser besteht zugleich ein entschiedener Abschluss gegen die Muskulatur.

Bei den *Cranioten* constituirt sich das Integument aus der *Epidermis* mit deren homogener basalen Lamelle, welche in niederen Abtheilungen oft in scharfer Abgrenzung besteht. Wie die Epidermis Differenzirungen eingeht, indem ihre Zellen sich vermehren, und erst zwei, dann mehrfache Lagen zusammensetzen (Fig. 15), so kommt es noch zu Sonderungen unterhalb der Epidermis befindlicher Theile. Die epitheliale Grenzlamelle der Cutis, welcher bei Cyclostomen

eine großzellige Gallertschicht folgt, scheidet gegen die Basallamelle zu bindegewebige, d. h. aus feinen Fibrillen bestehende Lamellen ab, welche die Anlage eines neuen Bestandtheiles des Integuments, das *Corium* oder die Lederhaut vorstellen.

Das *Corium erscheint somit als das später Erworbene,* es zeigt sich erst im Beginne, während die Epidermis nicht nur bereits mehrschichtig, sondern auch schon mit Differenzirungen ihrer Formelemente sich darstellt (vergl. Fig. 15 *A*, *B*). Der hier in seinem Beginne und im Weitergange sich darstellende Process der Abscheidung von Coriumlamellen kann eine in verschiedenem Maße starke Membran liefern, an der in den unteren Abtheilungen die Schichtung sich erhält, und indem hier ein resistenteres Gewebe entsteht, wird dem ausgebildeten Corium außer der Beziehung zu der von ihm getragenen Epidermis auch noch eine Schutzfunction für den gesammten Organismus zu Theil, mit welcher auch seine späteren Zustände im Zusammenhange stehen. In dieser Hinsicht ist es von Bedeutung, dass die es anfänglich darstellenden Schichten allmählich mit Formelementen durchsetzt erscheinen, die zunächst Abkömmlinge der als Matrix fungirenden Zellschicht sind (Fig. 15 *A*, *B c'*).

Fig. 15.



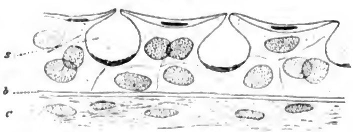
Sonderung des Corium von **Ammocoetes**. *A* jüngere, *B* ältere Larve. *cu* Cuticula der Epidermis. *b* Basalschicht der Epidermis. *s*, *s* verschiedene Formen specificirter Epidermiszellen. *c* Anlage des Corium, in *A* eine dünne Schicht bildend, in *B* weiter fortgeschritten. *c'* Zellenschicht als Matrix von *c*, darunter sind Theile des großzelligen subcutanen Stützgewebes sichtbar.

Dass auch von der Epidermis aus eine Einwanderung von Formbestandtheilen stattfindet, wird weiter unten hervorzuheben sein.

Im weiteren Verfolge des Aufbaues des Integumentes ergiebt sich für die Epidermis, dass mit der Sonderung ihrer Formelemente in Schichten eine verschiedene Werthigkeit derselben auftritt. Schon beim Vorhandensein von nur zwei Schichten ist das zu sehen, indem die obere aus mehr platten Zellen (*a*), die untere dagegen aus mehr voluminöseren Zellen (*b*) dargestellt wird, wie das in Fig. 17 gebotene Beispiel zeigt (s. auch Fig. 16). Die untere, basale Schicht *entspricht der ursprünglichen einfachen Epidermis,* wie wir sie bei Amphioxus sehen, und Alles was diese Basalschicht überlagert, sind secundäre Bildungen. Ihre Verbreitung

bei den Cranioten, lehrt ihre Bedeutung als eine alte ererbte Einrichtung, in welcher auch die höhere Form der Zellen sich forterhält. Nicht minder spricht sich der hohe Werth dieser Schicht in den Sonderungen aus, welche von ihr entstehen, und nicht nur in die Deckschichten gelangende, den Aufbau der Epidermis complicirende Einrichtungen abgeben, sondern auch, wie später gezeigt wird, in die Lederhaut sich bettende Organe vorstellen. Sie beherrscht somit die über ihr und unter ihr befindlichen Straten der Cutis als Keimschicht.

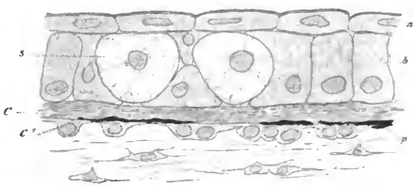
Fig. 16.



Schnitt aus dem Integument eines Embryo von Salmo fario. s einzellige Drüse. b basale Grenzlamelle. c Corium.

Ein nicht als Besonderheit, sondern aus dem Gesammtorganismus als lebender Einheit entspringendes Verhalten besteht in dem *intercellulären Verbande* der Formelemente der Epidermis. Nicht überall gleich leicht ist darzuthun, dass die gewöhnlich discret erscheinenden Zellen keineswegs vollständig von einander getrennt sind, so lange sie in lebendem Zustande der Epidermis angehören, und in der Erhaltung von Kern und Protoplasma dafür ein Zeugnis besitzen. Feine Protoplasmafädchen stellen die Verbindung von einer Zelle zur anderen her. Dadurch wird der Zelle ein Verkehr mit der Nachbarschaft gestattet, und in intercellulären Lücken Wege für den Stoffwechsel dargeboten. Wir ersehen daraus nicht bloß eine Erhöhung der Complication der Epidermis, sondern auch eine Vervollkommnung der epidermoidalen Organisation, welche nicht erst nachträglich entsteht, sondern sofort an die Sonderung jener Formelemente anknüpft.

Fig. 17.



Schnitt aus dem Integument einer jungen Larve von Triton taeniatus. a, b zweischichtige Epidermis mit s Drüsenzellen. C Coriumanlage. C' Zellschicht des Corium, darunter das Unterhautgewebe. p Pigmentzellen.

Der ectodermalen Epidermis gegenüber kommt im Corium oder der Lederhaut eine mesodermale Bildung zur Geltung, deren erster Zustand die erwähnte epithelartige Schicht vorstellt. Die functionelle Bedeutung, als stützende Unterlage der Epidermis zeigt sich am Corium, entsprechend der Natur des es zusammensetzenden Gewebes, *der Epidermis untergeordnet*, auch wenn es zu bedeutender Mächtigkeit sich entfaltet. Aber es betheiligt sich, zum Theil sogar activ, an den mannigfachen Neubildungen, welche von der Keimschicht der Epidermis ausgehen.

Wenn auch die Rolle, die es hierbei spielt, meist secundärer Natur ist, so tritt es nicht selten auch mit selbständigeren Leistungen auf.

Der Lederhaut fällt außer der ihr von vorn herein d. h. mit ihrer Genese zukommenden Stützfunction noch die Rolle des Ernährungsapparates zu, da in ihr die Lymph- und *Blutbahnen* sich verbreiten. Diese zeigen sich sodann überall in Anpassung an die Ansprüche der mehr oder minder reicheren, von der Epidermis geleiteten Bildungsvorgänge und drücken auch darin die Dienstbarkeit der Lederhaut aus. Das Gleiche gilt von den Beziehungen der Lederhaut zu *Nerven*, indem sie diese der Epidermis zuleitet. Schwieriger ist ihre Beziehung zur Muskulatur zu verstehen, welche zumeist in Form von bald vereinzelten bald in Zügen oder in Schichten geordneten Muskelzellen in ihr auftritt. Dass diese Sonderungen des Corium seien, ist in hohem Grade zweifelhaft, und zwar um so mehr, als wir wissen, dass eine solche Muskulatur bei Amphibien sich nicht aus einer Bindegewebsabsonderung ableitet, sondern der Epidermis entstammt.

Durch die Entstehung des bindegewebigen Corium wird dem Integumente der cranioten Wirbelthiere auch eine viel *selbständigere Bedeutung*, als die es bei den Wirbellosen besaß. Wo es dort nicht bloß durch die epitheliale Epidermis gebildet ward, war es entweder das Körperparenchym, welches eine epitheliale Überkleidung empfing, oder es erschien ein anderes Organsystem, die Muskulatur, mit dem Integument verwebt. Die größere Selbständigkeit bei den Cranioten drückt sich auch durch die nicht immer feste Verbindung mit den subcutanen Theilen aus. Eine meist minder derbe Gewebsschicht, als sie in dem Corium besteht, vermittelt jenen Zusammenhang und vollendet damit die Differenzirung und die Vereinigung der gesammten Cutis zu einem Organsystem. Es ist die *Unterhautbindegewebsschicht*, welche als intermediäre Lage jene Sonderung bedingt.

Das aus zwei verschiedenartigen, von differenten Keimblättern entstammenden Gewebstheilen dargestellte Integument lässt zuerst die Structur jener beiden Bestandtheile in den einzelnen Abtheilungen betrachten, woran wir die Pigmentbildungen der Cutis schließen. Von der Cutis ausgehende mannigfache Organe folgen alsdann.

Diese Bedeutung der Basalschicht als primitivste ist von P. und F. SARASIN hervorgehoben (Ergebnisse naturw. Forschungen auf Ceylon. 1887. II. S. 73). Auch von BONNET ward sie nicht bloß unterschieden, sondern auch gewürdigt (Grundriss der Entwickelungsgeschichte der Haussäugethiere. Berlin 1891).

Bezüglich der Intercellularstructur der Epidermis s. F. E. SCHULZE, Epithel- und Drüsenzellen (Arch. f. mikr. Anat. Bd. III), ferner PFITZNER (Morph. Jahrb. Bd. VI).

Die bei Wirbelthieren in großer Verbreitung bestehende Cilienbekleidung ist bei den Vertebraten verschwunden, aber doch nicht so vollständig, wie aus dem Befunde der ausgebildeten Thiere zu schließen wäre. Ein Cilienbesatz des Körpers kommt den Larven von *Amphioxus* zu und ist auch bei den Cranioten noch nicht ganz verloren gegangen. Er kommt in sehr frühen Entwickelungsstadien bei Fischen (Teleostiern) zu Stande und ruft hier sogar Ortsbewegungen (Rotiren des gefurchten Eies) hervor. Bei Amphibien ist die Wimperung sogar noch bei jungen Larven von Salamandrinen allgemein, geht aber nach und nach in dieser Verbreitung verloren, um nur für die Larvenzeit in Form von Cilienbüscheln an bestimmten Localitäten zu dauern.

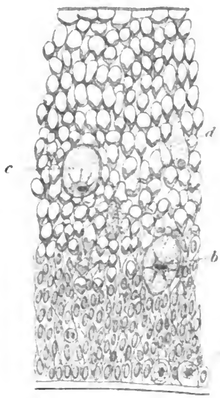
Structur des Integuments.

a) Epidermis (Oberhaut).

§ 46.

Wie groß die Entfernung ist, welche die Cyclostomen vom Acranierzustande her zurückgelegt haben, kommt schon in der Epidermis zum Ausdrucke, deren reich geschichteter Körper zahlreiche Differenzirungen an den Formelementen aufweist. Unter der Basal- oder Keimschicht besteht die Basalmembran sehr ansehnlich noch bei Bdellostoma; ob sie Porencanäle bietet, lasse ich dahingestellt sein. Bei Petromyzon ist eine viel schwächere Bildung an ihrer Stelle. Auf die Keimschicht selbst folgen Deckschichten mit theils mehr indifferenten, theils eigenthümlich differenzirten Bildungen, während die Oberfläche durch einen *Cuticularsaum* mit Porencanälen abgegrenzt ist. Von den Sonderungen nehmen Zellen mit hellem Inhalt und basal gedrängtem Kern eine mehr nach der Oberfläche gerückte Anordnung (*Schleimzellen*), die dicht an letzteren befindlichen kommen dort zur Mündung als *Becherzellen*. Bei Petromyzon nur spärlich, bilden diese Elemente bei Myxinoiden eine beträchtliche Menge und stellen bei Bdellostoma ausschließlich die Hälfte der Dicke der sehr mächtigen Epidermis vor (Fig. 18). Die Bedeutung dieser *Drüsenzellen* liegt wohl in der Secretbildung, als welche der helle Inhalt anzusehen ist. In wie fern diesen Schleim- oder Drüsenzellen eine zweite Form verwandt ist, ist nicht sicher zu bestimmen. Verschieden davon sind bei Petromyzonten die *Kolbenzellen*, welche aus der Keimschicht entstehen und mit ihr in Verbindung bleiben. Solche große Elemente sind schon sehr früh in der Keimschicht differenzirt (Fig. 15 *A*, *Bs*). Später weiter in die Deckschichten vordringend, reichen sie mit verschmälerter Basis bis zur Oberfläche des Corium, mit dem aufgetriebenen Ende zwischen die indifferenten Elemente der Epidermis gebettet (Fig. 19 *K*). Außer dem Kerne enthält dieser Abschnitt noch mancherlei gleichfalls auf Secret deutendes Material. Wie die ersterwähnten Drüsenzellen, sind auch die Kolbenzellen aus den Formelementen der Keimschicht selbst hervorgegangen, daher sie mit ihrem Fuße zwischen den Zellen jener Schicht sich finden. Sie können aber auch, von da sich lösend, in höhere Schichten gelangen (Petromyzon Planeri, H. MÜLLER).

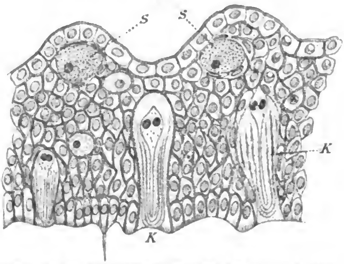
Fig. 18.



Schnitt durch die Epidermis von Bdellostoma Forsteri (Rückenhaut). *a* Schleimzelle in der Basalschicht. *b*, *c* große Schleimzellen. *d* Körnchenzelle. (Nach MAURER.)

Ein dritter Zustand liegt bei Petromyzonten in den *Körnerzellen* vor (Fig. 19), mehr rundliche oder ovale kernführende Elemente, welche mit gleichmäßigen, stark lichtbrechenden Körnern erfüllt, zwei bis drei von ihrem Inneren ausgehende lange Fortsätze zwischen die Zellen der Keimschicht entsenden (Fig. 24 *S*). Wahrscheinlich gingen sie gleichfalls aus dieser hervor. Über ihre Function bestehen mancherlei Vermuthungen. Dieses gilt auch von den *Fadenzellen* der Myxinoidenoberhaut, den Drüsenzellen ähnliche, aber größere Gebilde, deren Secret einen langen zusammengerollten Faden vorstellt, welcher sich abwickeln lässt.

Fig. 19.



Schnitt durch die Epidermis von Petromyzon fluviatilis (Rücken). *K* Kolbenzelle. *S* Körnchenzelle. (Nach MAURER.)

Diese mancherlei, aus epithelialen Elementen hervorgegangenen Bildungen verleihen der Epidermis der Cyclostomen eine bedeutende Complication der Structur, welche auf eine nicht bloß im Schutze des Körpers oder auf in der Abscheidung von Stoffen beruhende Function schließen lässt.

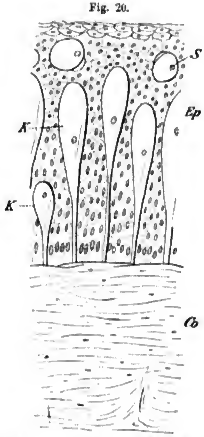
Nicht mehr mit der gleichen Mannigfaltigkeit der Bildungen an den Formelementen erscheint die Epidermis der *Gnathostomen.* Noch in den niederen, mit den Cyclostomen das gleiche Medium zum Aufenthalte theilenden Classen derselben ist die Epidermis in eminenter Weise an der Bildung besonderer Organe betheiligt und bietet darin ihrer Productivität ein reiches Feld. Manche der bei Cyclostomen gegebenen Sonderungen wiederholen sich auch noch bei niederen Gnathostomen, und kamen wohl schon der gemeinsamen Urform der Cranioten zu.

Auch die Sonderungsvorgänge, welche die ersten Zustände der Epidermis der Cyclostomen darboten, kehren wieder, indem das primitive Ectoderm als Keimschicht eine Deckschicht hervorgehen lässt, während es selbst eine ziemlich allgemein aus längeren Elementen (Cylinderzellen) bestehende Basalschicht bildet.

Aus der zweischichtigen Epidermis erfolgt die Sonderung einer mehrschichtigen, wobei die Keimschicht sich forterhält, und über sich mehrfache, nach der Oberfläche zu in plattere Formen übergehende Zelllager aufweist. In diesen zeigt sich bei den Selachiern sehr frühe schon eine Sonderung von größeren *Schleim-* oder *Drüsenzellen,* welche mehr in der Tiefe vertheilt sind, aber nicht mehr in der Keim- oder Basalschicht selbst liegen, wenn sie auch aus dieser hervorgegangen sind. Am ausgebildeten Integument geht die Epidermis über den in letzterem entstandenen Hartgebilden größtentheils verloren und erhält sich nur zwischen denselben fort.

Im Wesentlichen die gleiche Structur bietet auch die Epidermis der Ganoiden und Teleostier, unter den ersteren jedoch nur bei den Stören vollständiger an der Körperoberfläche erhalten, während die Knochenganoiden wie auch einzelne Teleostier mit der Ausbildung des Hautskelets ihrer verlustig gehen. Wo sie bewahrt bleibt, bietet die gleichfalls in der Regel aus mehr platten Elementen bestehende oberflächliche Lage einen Cuticularsaum. *Zellen*, welche LEYDIG zuerst als Bestandtheil der Epidermis der Fische erkannte (*Schleimzellen*, LEYDIG'sche Zellen), sind, allgemein durch ihr bedeutendes Volum und hellen Secretinhalt unterschieden, in weitester Verbreitung und können zu bedeutendem Umfange gelangen (*S*). Beim Erreichen der Oberfläche kommen sie zur Ausmündung und stellen wieder *Becherzellen* vor. Aber auch den Kolbenzellen (Fig. 20 *K*) ähnliche Formen fehlen nicht, und fußen in der Keimschicht. Ihr mehr oder minder weites Einragen in die Epidermisschichten, sowie auch im Innern sich zeigende Secretbildung lässt in manchen Fällen Übergangszustände zu den Schleimzellen erkennen. Dazu kommt noch, dass auch an den letzteren ein basalwärts sehender Fortsatz besteht und oftmals in die Keimschicht verfolgbar ist. Beiderlei Zellformen geben sich dadurch als directe Abkömmlinge der Keimschicht kund, von welcher fort und fort neue secretorische Bestandtheile in die überlagernde Epidermis eintreten, und endlich mit der Lösung aus der Keimschicht an der Oberfläche zur Mündung gelangen. Ob allen die gleiche Bedeutung des Secretes zukommt, lassen wir dahingestellt sein.

Fig. 20.



Barbus fluviatilis. *Ep* Epidermis. *Co* Corium. *K* Kolbenzellen. *S* Schleimzellen.

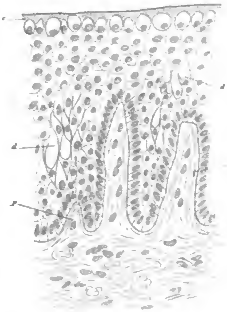
Zwischen den Drüsenzellen der unteren Schichten kommen bei Teleostiern auch kleine, indifferente Zellen vor, welche plexusartige Stränge zusammensetzen, aber auch vereinzelt bestehen. Es sind Lymphzellen, die wohl dem Corium entstammt sind (MAURER).

In der Epidermis der Dipnoer tritt die Sonderung von Schleimzellen nicht minder deutlich hervor, da die Mehrzahl der wieder in zahlreichen Lagen bestehenden Zellen einen basal gelagerten Kern besitzt, über welchem eine anscheinend homogene Substanz einen großen Theil des Zellenraumes einnimmt. Ein sehr ansehnlicher Theil der Epidermis bestände demnach aus Schleimzellen. Größere rundliche Elemente habe ich nur hin und wieder bei Protopterus gesehen. Von Spindel- oder Flaschenform finde ich solche bei Ceratodus (Fig. 21 *d*). Sie liegen mehr in der Tiefe, und jede sendet basalwärts einen feinen Fortsatz ab. Dass sie ein Secret enthalten, ist hier zweifellos. Während bei Protopterus eine Cuticula undeutlich

ist, besitzt Ceratodus an der Oberfläche eine homogene, nach innen zwischen die äußerste Zellschicht fortgesetzte Schicht von ziemlicher Stärke (Fig. 21).

In der Zusammenfassung der mannigfaltigen Befunde ergiebt sich, dass die große Verbreitung secretorischer Formelemente (*Schleimzellen*) in der Epidermis der Fische, diese als ein Abscheidungsorgan erscheinen lässt, bei welchem das erst successive zur Entleerung gelangende Secret noch eine Zeit lang eine Rolle im Organismus spielt. Welcher Art diese sein mag, ist vorerst nicht zu bestimmen. Es ist zwar möglich, dass es sich um eine bloße Deposition von Material handelt, allein das lange Verweilen der Secretstoffe in den tieferen Schichten spricht auch für eine functionelle Bedeutung, die dem Integument dadurch zu Theil wird. Für die *Kolbenzellen* dürfte eine andere Leistung zu beanspruchen sein. Wo sie cuticulare Verstärkungen ihrer Membran besitzen, scheint durch sie eine Stützfunction für die gesammte Epidermis ausgeübt zu werden.

Fig. 21.



Schnitt vom Integument von Ceratodus Forsteri. Durchschnitt. *d* spindelförmige Zellen. *p* Papillen des Corium.

Die Vergleichung der *Kolbenzellen* der Teleostier, wie sie durch FR. E. SCHULZE von Physostomen beschrieben sind, mit den Schleimzellen derselben soll nicht eine Identität beider Gebilde begründen, zumal schon die ähnlichen Gebilde der Petromyzonten unter sich ein sehr differentes Verhalten besitzen. Die Kolbenzellen sind viel umfänglicher, als die noch in den tieferen Epidermislagen befindlichen Schleimzellen. Dass letztere aus ersteren entstanden, ist in hohem Grade unwahrscheinlich. Dass sie beide aus der Basalkeimschicht hervorgehen und mit Fortsätzen in sie einragen, die einen stets (Kolben), die anderen wohl nur vorübergehend, das thut der Besonderheit der Bedeutung der Kolbenzellen der Cyclostomen keinen Eintrag. Über die Kolbenzellen s. M. SCHULTZE, Arch. f. Anat. 1861. S. 181 u. 228. Das Verhalten der Kolben in polarisirtem Lichte und manches Andere lässt den genannten Forscher diese Gebilde, wenn auch nicht sicher, als Endapparate von Nerven ansehen. Der Zusammenhang mit Nervenendigungen bleibt aber auch für andere Formelemente der Epidermis nicht ausgeschlossen, ist aber speciell für die Kolbenzellen von Petromyzon durch neuere Untersuchungen nicht wahrscheinlich gemacht (G. RETZIUS, Biolog. Untersuch. III). Dass bei ihnen eine Cuticularbildung eine hervorragende Rolle spielt, geht aus der concentrischen Schichtung des dicken Zellmantels hervor, in dessen Achse erst die activen Theile der Zelle (Protoplasmareste mit fast regelmäßig zwei Kernen) sich finden (Fig. 24). Dieser weichere Theil der Zelle ist in der Regel bis zum Ende des Kolbens verfolgbar, so dass hier kein cuticularer Abschluss besteht. Der außerhalb dieses Achsentheiles der Kolbenzellen befindliche Theil des Zellkörpers, den ich oben »Mantel« nannte, zeichnet sich durch gelbliche Färbung aus.

Die *Keimschicht* bietet bei Petromyzon und Teleostiern an den Basen der Zellen eine Sonderung dar (F. E. SCHULZE), welche in einer feinen Zähnelung oder in Form kurzer, dicht stehender, stäbchenförmiger Gebilde sich darstellt. Diese werden mit

der oben erwähnten Basalmembran in Zusammenhang zu bringen sein, in so fern sie eine solche vertreten, jedenfalls an der identischen Örtlichkeit vorkommen.

Bei manchen *Teleostiern* bildet die Epidermis Wucherungen, welche sich als weißliche Flecke oder Körnchen darstellen. Solche finden sich zur Laichzeit bei Männchen vorzüglich am Kopfe, am Rücken und an der oberen Fläche der Brustflossen bei verschiedenen Cyprinoiden, auch bei Gobio (Perlfische). (S. v. SIEBOLD, Süßwasserfische. S. 114.)

Die Epidermiswucherung wird zumeist von einer *verhornten* Partie bedeckt, welche kegelförmig der Unterlage aufsitzt. Vielleicht beruht darin ihre Function, dass sie als Reizorgane benutzt werden. Genaueres über die Structur s. bei MAURER (l. c.), welcher auch ihre Entstehung aus rückgebildeten Sinnesorganen mit guten Gründen für wahrscheinlich hält.

Über die Epidermis der Fische s. F. LEYDIG, Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. III, wo die Structur der bislang für »Schleim« gehaltenen Oberhaut der Fische zum ersten Male erleuchtet wird. Ferner dessen Lehrbuch der Histologie, sowie Anat.-histolog. Untersuchungen über Fische und Reptilien. 1853, und Histolog. Bemerk. über Polypterus bichir. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. V.

FR. E. SCHULZE, Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. III. S. 145.

A. KÖLLIKER, Histologisches über Rhinocryptis. Würzb. Naturw. Zeitschr. I. 1860. S. 11.

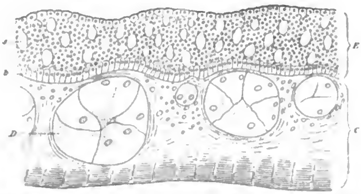
F. MAURER, Die Epidermis (op. cit.).

Die in der Epidermis der Fische verbreitetsten *Schleimzellen* fanden bisher vorwiegend in ihrer excretorischen Bedeutung Beachtung als Vorstufen der *Becherzellen*, die ihr Secret nach außen entleeren (F. E. SCHULZE). Die Bildung einer aus dem Organismus zu entfernenden Substanz schien danach das Wesentlichste ihrer Function. Wenn man auch zugeben muss, dass ein Theil der Bedeutung der Schleimzellen in dieser Richtung liegen wird, so ist doch damit das Verhalten jener Formelemente zur Epidermis nicht völlig aufgeklärt. Die Thatsache des zuweilen massenhaften Vorkommens dieser Elemente, ihre Anordnung in mehrfachen, ja sogar vielen Schichten (Bdellostoma) über einander, so dass ein großer Theil der ganzen Epidermis nur aus ihnen sich aufbaut, lässt jene Gebilde nicht in der erwähnten exclusiven Weise beurtheilen. Wenn auch die oberste Schicht zu Becherzellen wird und damit, dem Untergange verfallend, jener Leistung entspricht, so entsteht doch für die weiter zurückstehenden die Frage, ob sie nicht mehr bedeuten als eine Reserve für die vordersten Reihen. Die mit den vordersten gleichartige Ausbildung lässt sie nicht bloß vom Gesichtspunkte eines Ersatzes beurtheilen. Wo ein solcher vorkommt, begegnen wir einer streckenweisen Differenzirung. Hier ist dies letztere bei zahlreichen Schichten nur in deren untersten erkennbar und die darüber befindlichen besitzen bereits alle Attribute der vollzogenen Sonderung. Dass sie in diesem Zustande, noch weit entfernt vom Eintritte in das vorderste Glied, für die Epidermis und damit für den gesammten Organismus eine aus ihrer Beschaffenheit sich ergebende Function besitzen müssen, ist somit eine wohl begründete Vorstellung. Diese wird auch nicht durch die Annahme, dass der massenhaften Schleimzellenproduction auch ein rascher Verbrauch entspreche, zurückgewiesen. Wir können das zugeben, aber dadurch bleibt doch jene Frage, auf deren Lösung es hier ankommt, unbeantwortet, und wir behalten das Recht, jene Composition der Epidermis in der schon oben behandelten Weise zu betrachten.

§ 47.

Die *Epidermis* der Amphibien bewahrt im Larvenzustande noch die Bewimperung, bietet auch in manchen Punkten noch enge Anschlüsse an jene der Fische und ist bei den Perennibranchiaten wie bei den Larven der Caducibranchiaten mit einer *Cuticula* bedeckt. Diese geht im ausgebildeten Zustande der letzteren verloren. Dagegen wird hier die oberflächliche einfache oder vielfache Zelllage aus platten Elementen zusammengesetzt, deren Protoplasma in Hornstoff sich umwandelt. Diese »*verhornte*« Schicht wird bei der Häutung abgeworfen. Der Verhornungsprocess kann auch mehrere Schichten ergreifen und liefert in den Warzen und Vorsprüngen oder stachelartigen Erhebungen, wie sie viele Anuren (Pipa) und Andere (Cryptobranchus) besitzen, bedeutendere Producte. Von den in der Epidermis der Fische gesonderten Elementen kommen die *Schleimzellen* nur während des Larvenstadiums vor, und zwar schon zu einer Zeit, da die gesammte Epidermis aus zwei Zelllagen besteht (Fig. 17). In den untersten aus größeren Elementen gebildeten, sind einzelne dieser Elemente umfänglicher und führen einen hellern Inhalt, der jenem der Schleimzellen der Fische gleichkommt. Sie scheinen später sich umzubilden und bei der Entwickelung mehrfacher Epidermisschichten finden sie sich in den oberen noch als Becherzellen oder einzellige Drüsen (Fig. 22) vor. Diese sind meist von geringerem Umfange und münden mit kurzem Halse zwischen den platten Elementen der äußersten Schicht nach außen. Die Vergleichung mit den Fischen zeigt uns diesen Apparat hier in der Rückbildung. Die secretorische Function des Integumentes wird bei den Amphibien von anderen Organen besorgt, von Drüsen mehrzelligen Baues, denen eine große Verbreitung im Integumente zukommt (s. unten).

Fig. 22.



Schnitt vom Integument von Siredon. *E* Epidermis. *b* Basalschicht. *s* Schleimzellen. *C* Lederhaut. *D* Drüsen.

Die in der Verhornung gegebene Veränderung ist an den Wechsel des Mediums geknüpft, und somit scheinen äußere Einflüsse dabei wirksam zu sein, die auch dann noch Geltung haben, wenn man die mit jenem Wechsel des Mediums verbundene Änderung der Athmung für das Bedeutsamere halten will.

Die Verbreitung eines *Stratum corneum* bei Amphibien, und zwar auch bei stets im Wasser lebenden Perennibranchiaten und Derotremen lässt scheinbar die Bedeutung des umgebenden Mediums zurücktreten. Es kommt aber auch hier der Umstand in Betracht, dass jene Amphibien gleichfalls von terrestren Formen abstammen (Boas), dass also die Verhornung hier nur als Fortdauer eines in jener Periode erworbenen Zustandes betrachtet zu werden braucht.

Von großer Bedeutung ist ein neues Product der Epidermis: (glatte) *Muskelzellen.* Solche entstehen aus der Basal- oder Keimschicht, und gelangen, einzelne Züge zusammensetzend ins Corium, welches sie senkrecht durchsetzen (Rana, MAURER), oder sie bilden mit der Entstehung von Drüsen um diese eine unmittelbar ihrem Epithel angeschlossene Lage (HEIDENHAIN).

Zur Epidermis muss auch eine bei Anuren ausgeprägte *subepidermoidale Schicht* gerechnet werden, welche von der stratificirten Lederhaut deutlich getrennt ist. Sie führt zahlreiche von der Epidermis dahin gelangte Zellen, welche auch in querer Anordnung vorkommen (MAURER).

Eine Ausbildung empfangen in manchen Fällen intercellulare Lücken und Spalten, welche relativ recht ansehnlich sich darstellen können (PFITZNER). Bei Gymnophionen sind sie sogar in Communication mit oberflächlich im Corium verbreiteten Blutcapillaren erkannt (SARASIN).

Außer den im vorigen Paragraph citirten Schriften LEYDIG's s. Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XII. S. 119.

CARRIÈRE, A., Die postembryonale Entwickelung der Epidermis von Siredon. Ibidem. Bd. XXIV. S. 19.

PAULICKI. Über die Haut des Axolotl. Ibidem. Bd. XXIV. S. 120.

In dem Verhalten der äußeren Abgrenzung der Epidermis bei *Fischen* sowohl als bei *Amphibien* durch eine Cuticula sind durch G. WOLFF einige bisher fragliche Punkte zur Aufklärung gelangt (Jen. Zeitschr. Bd. XXIII. S. 567). Eine wahre homogene Cuticula als eine sehr dünne Schicht ist von einer meist stärkeren, darunter befindlichen, einen »gestrichelten Saum« darstellenden Bildung der betreffenden Epidermiszellen zu unterscheiden, welch letztere Schicht bisher mit der echten Cuticula zusammengeworfen ward. Diese »*Pseudocuticula*«, welche bei Fischen erscheint, auch schon bei Amphioxus vorhanden ist, steht vielleicht in Zusammenhang mit der ursprünglichen Bewimperung des Körpers und ist ein von daher ererbter Rest der Zellstructur der oberflächlichen Epidermisschicht. Sie ist unter den Amphibien bei den Perennibranchiaten wie bei den Larven der übrigen vorhanden, während sie mit der Entstehung der verhornten Schicht verschwunden ist. Die letztere trägt dann einen dünnen Überzug einer echten Cuticula. Indem wir diese beiden Befunde aus einander halten, wird doch nicht zu verkennen sein, dass in der gestrichelten Pseudocuticula ein Differenzirungsproduct der Epidermiszelle vorliegt, wenn es auch noch in engerem Connex mit dem übrigen Körper der Zelle sich befindet.

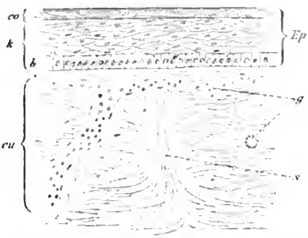
§ 48.

Der bei den Amphibien beginnende Vorgang der Verhornung der oberflächlichen Epidermisschicht gelangt bei den Amnioten zu einer bedeutenderen Entfaltung, und damit entsteht für die Oberhaut ein neues Verhalten, welches in dem Gegensatze jener oberflächlichen, bedeutender veränderten, zu den tieferen sich ausspricht. Die letztere unterscheiden wir inclusive der fortbestehenden basalen Keimschicht als *Malpighi'sches Stratum*, über welchem die derbere Hornschicht des *Stratum corneum* lagert.

Diese schärfere Sonderung der Epidermisbestandtheile ist abzuleiten von dem Wechsel des Mediums, erscheint als eine Anpassung des Integuments an die Luft. Wenn bereits bei Amphibien analoge Veränderungen in den obersten

Epidermislagen vorkommen, so sind diese doch noch nicht in der Art ausgedehnt, wie bei **Reptilien**, und es stellen sich mehr nur die Anfänge dar. Die äußere Abgrenzung des Stratum corneum bildet ein einschichtiges *Oberhäutchen*, und am Übergange der Malpighi'schen Schicht in die Hornschicht ist eine sehr schwache Zwischenschicht, Stratum intermedium, vorhanden, in welcher die Zellen mancherlei Unterschiede von den vorhergehenden und nachfolgenden aufweisen.

Fig. 23.



Schnitt von der Haut von Platydactylus guttatus. *Ep* Epidermis. *co* Hornschicht. *k* Malpighi'sche Schicht. *b* Basalschicht derselben. *cu* Lederhaut. *s* senkrechte Faserbündel. *g* Blutgefäße.

Durch den festen Zusammenhang der verhornten, und damit resistent gewordenen Plättchen, die aus den Zellen nach Verlust des Kernes entstanden, wird das Stratum corneum zur Schutzfunction für den Organismus befähigt. Aber innerhalb dieser allgemeineren Bedeutung tritt die besonders hervor, die sich auf das Integument bezieht, indem die Hornschicht die aus lebenden Elementen bestehende Malpighi'sche Schicht der trocknenden Einwirkung der Luft entzieht und auch dadurch die Keimschicht sichert.

Die Hornschicht erfährt auch bei *Reptilien* eine *zeitweise Erneuerung*. Sie wird bei Eidechsen und Schlangen entweder in großen zusammenhängenden Massen oder, besonders bei Schlangen, als Ganzes abgestreift (Natternhemd), nachdem eine neue Hornschicht unter der alten sich zu bilden im Begriffe steht. Dieses neue Stratum corneum ist bereits vorhanden, wenn das alte es noch einige Zeit lang überzieht, und wird durch sein Oberhäutchen von jenem geschieden. Bei anderen Reptilien wie Schildkröten kommt der Zuwachs der Hornschicht derselben als Verstärkung zu, und es hat nur gelegentlich ein allmählicher Verbrauch an der Oberfläche der Hornschicht statt. Ähnlich auch bei Crocodilen.

Bemerkenswerth ist, dass von der Cuticulabildung ein schwacher Rest auch bei Reptilien (Lacerta, G. Wolff) sich noch erhalten hat. Deren Entstehung bildet die Grenzmarke für die neue Hornschicht vor der Häutung.

Über die Epidermis der Reptilien s. O. Cartier, Arbeit. aus dem zoolog.-zoot. Institut zu Würzburg. Bd. I. C. Kerbert, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. W. Lwoff, Bulletins de la soc. imp. des Naturalistes de Moscou. 1884. Fr. Todaro, Ricerche fatte nel laborat. di anatomia normale di Roma. Vol. II. Fasc. 1. 1878. A. Batelli, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII.

Die oberflächlichen Lagen der Hornschicht, welche bei der Häutung sich ablösen, wurden mit der wenig glücklich gewählten Bezeichnung »Epitrichialschicht« unterschieden (Kerbert), nach Analogie des Epitrichiums der Säuger (s. unten). Jene Schicht leitet sich aber eben so wenig vom Epitrichium der Säugethiere ab, als letzteres von der ersteren. Vielmehr besteht hier ein allgemein verbreiteter Vorgang, der eben so bei Amphibien sich trifft, also mit den Haaren von seinem Beginne an nichts zu thun hat.

In der Hornschicht der Epidermis der Reptilien besteht an vielen Örtlichkeiten

eine feine Vertheilung von Luft. Die Oberhaut ist *pneumatisch*. Dieses wird besonders an verdickten Strecken der Hornschicht wahrnehmbar, so z. B. an den Schuppen von Eidechsen gegen deren freies Ende, wo bei auffallendem Lichte feine weiße Streifen sich zeigen. Dieses Verhalten steht wohl mit der Lockerung des Gefüges der verhornten Formelemente in Zusammenhang, ohne für andere Verhältnisse der Lebensökonomie der Thiere größere Bedeutung zu besitzen (LEYDIG, Organe des sechsten Sinnes. S. 73).

Als eine relativ dünne Schicht erscheint die Epidermis der Vögel, bei denen die Körperbedeckung größtentheils von dem aus dem Integument hervorgegangenen Gefieder functionell übernommen ist. Dieses Wechselverhältnis spricht sich auch an den von den Federn unbedeckt bleibenden Stellen aus. Hier besteht wie z. B. an den Füßen eine mächtigere Oberhaut mit bedeutender Hornschicht. Allgemein ist diese als Überkleidung der Kiefer zur *Schnabelscheide* ausgebildet, bald von weicherer, bald von festerer Beschaffenheit. Ersteres trifft sich besonders bei den Lamellirostres, bei denen nur an der Schnabelspitze die Hornschicht derb ist.

Bedeutender tritt die Oberhaut der Säugethiere auf, bei welchen die Malpighische Schicht mit der Entwickelung von Papillen der Lederhaut eine ansehnliche Mächtigkeit gewinnen kann, aber im Ganzen, wie auch die Hornschicht nach den verschiedenen Regionen differente Volumsverhältnisse darbietet. Am mächtigsten stellt sich die Hornschicht an den haarlosen Körperstellen dar, wie bei vielen Säugethieren an den Sohlflächen der Extremitäten. Relativ von geringer Stärke ist sie bei den Cetaceen.

Als eine, wenigstens nach dem gegenwärtigen Stande unserer Erfahrungen auf die Säugethiere sich beschränkende Eigenthümlichkeit, ist das Bestehen *mehrerer intermediärer Schichten* anzuführen, von welchen eine jener der Reptilien entspricht. Den obersten Lagen der Malpighi'schen Schicht schließt sich eine bereits durch plattere Elemente, aber dennoch durch Kernbesitz ausgezeichnete Schicht an und ist von besonderer Bedeutung, da sie *fetthaltige* Theile führt, und wir sie desshalb für die Genese von Fett erzeugenden Drüsen in Anspruch nehmen müssen. Auch die folgende Schicht, in deren Zellen die Kerne bereits verschwunden sind, ist noch different vom darüber befindlichen Stratum corneum, so dass in der Schichtung der Epidermis eine Reihe chemischer Processe sich ergiebt, welche für die Verhornung als vorbereitende gelten dürfen. Zu äußerst kommt es dagegen nicht zur Bildung eines Oberhäutchens, wie solches den Reptilien zukam, und die äußersten Schichten des Stratum corneum gehen jeweils durch partielle Abstoßung verloren.

Wenn auch in der Sonderung intermediärer Schichten manche Andeutungen dafür bestehen, dass schon bei den Sauropsiden ein analoger chemischer Process in der Oberhaut waltet, so sind doch jene Befunde auf eine höhere Stufe der Differenzirung erst bei den Säugethieren gelangt.

Über die Epidermis der Säugethiere s. LEYDIG, Die äußeren Bedeckungen der Säugethiere. Archiv für Anat. u. Phys. 1859. Die schon von CUVIER angegebene »ölartige Feuchtigkeit«, welche die Epidermis der Cetaceen bedecke, wird von LEYDIG dahin präcisirt, dass die gesammte Epidermis von einem gelblichen Fette in

diffuser Art durchdrungen sei, was von M. WEBER von einer Imbibition der betreffenden Hautstücke von der Lederhaut abgeleitet wird (Studien über Säugethiere. S. 27). Angesichts der Eleidinfrage dürften neue Untersuchungen geboten sein. Über Hippopotamus s. WEBER, op. cit. S. 3.

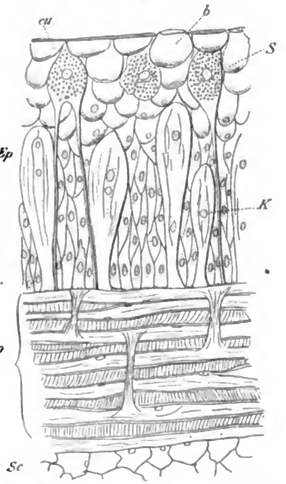
Außer den Lehrbüchern der Histologie sind auch die zahlreichen Arbeiten über die Haut des Menschen hierher gehörig, zumal alle genaueren Aufschlüsse über Epidermisstructur von daher ausgingen. Bezüglich der Eleidinschicht s. P. ERNST, Arch. f. patholog. Anat. Bd. CXXX. S. 279.

b) Corium, Lederhaut.

§ 49.

Der großen Mannigfaltigkeit gegenüber, welche die Sonderung der Epidermis zeigt, spielt die dem Mesoderm entstammte *Lederhaut* eine einfachere Rolle. Wo wir einem Abweichen vom einfachen Verhalten begegnen, da sind es in der Regel mehr Anpassungen an Befunde, welche von der activeren Oberhaut ausgingen, oder es sind Modificationen, in denen eine Steigerung der Stützfunction sich ausspricht. *Denn diese Bedeutung kommt der Lederhaut aus dem sie zusammensetzenden Gewebe von vorn herein zu.*

Fig. 24.



Ep Epidermis mit *Co* Lederhaut von Petromyzon fluviatilis. *K* Kolbenzelle. *S* Schleimzelle. *b* Becherzelle. *cu* Cuticula. *Sc* subcutanes Gewebe.

Bindegewebe bildet allgemein die Grundlage und giebt den Träger für Blutgefäße und Lymphbahnen ab, sowie für die Nerven, die zur Epidermis und den in ihr befindlichen oder aus ihr entstandenen Sinnesorganen verlaufen.

Bei Fischen bildet das Bindegewebe ziemlich regelmäßige Schichten, aber mit wechselndem Faserverlauf (Fig. 24). Die Bündel besitzen sämmtlich eine zur Längsachse des Körpers *schräge* Richtung. *Die der einen Schicht kreuzen sich somit mit denen der anderen*, und so folgt ein Wechsel der Anordnung durch die gesammte Dicke des Coriums. Daraus erwächst der Lederhaut ein festeres Gefüge, zumal die der Oberfläche parallelen Schichten von Bindegewebszügen, die aus der Tiefe kommen, in mehr oder minder regelmäßigen Abständen senkrecht durchsetzt sind. Diese Züge lösen sich gegen die Oberfläche auf, wo an der Epidermisgrenze das Bindegewebe eine weichere Beschaffenheit zeigt und reichlicher von Zellen durch-

setzt wird. Die vertikalen Bindegewebszüge sind, sobald sie die ganze Dicke der Lederhaut durchsetzen, Verlaufsbahnen für Blutgefäße und Nerven. Die Schichtung der Lederhaut bietet viele Modificationen. Sie waltet auch noch bei den *Amphibien* und den *Reptilien* mit demselben rechtwinklig sich kreuzenden Bündelverlauf, wie es vorhin beschrieben wurde, vor, eben so wie die senkrechten Züge. Dagegen tritt bei den *Vögeln* eine Durchflechtung der Bindegewebsbündel auf, und diese findet sich auch im Corium der *Säugethiere*. Die Auflösung der Schichtung ist bereits bei Reptilien angebahnt. Sie kommt zu Stande, wenn die aus einer Schicht in die angrenzenden sich begebenden Züge einen regelmäßigen Abstand einhalten und zugleich an Stärke sehr variiren.

Wie die Epidermis zeigt auch die Lederhaut bezüglich ihrer Dicke große Verschiedenheit. Sehr mächtig ist sie bei den Ungulaten, am meisten bei den Cetaceen, wo sie durch Fetteinlagerung in eine Speckschicht umgewandelt ist. Die oberste Schicht bietet gemäß ihrer Nachbarschaft zur Epidermis, deren Basalschicht sie überlagert, mannigfaltigere Befunde. Völlig eben ist sie nur bei den Cyclostomen, indess schon von den Selachiern an Neugestaltungen von ihr ausgehen, innerhalb der einzelnen Abtheilungen von sehr verschiedener Art und Bedeutung. Für diese Verhältnisse ist von großer Wichtigkeit, dass schon bei Selachiern der Lederhaut in manchen Fällen eine subepidermoidale Schicht aus indifferenten Zellen angeschlossen erscheint, welche wohl der Epidermis entstammt. Für das Nähere ist Aufklärung nöthig.

Die Hornschicht wird bei Vögeln und Säugethieren einer beständigen Regeneration unterworfen, indem der in der Regel mit kleinen Partikeln (»Schüppchen«) sich ablösende Theil durch neue verhornende Schichten aus dem Stratum Malpighii ersetzt wird. Dieser Vorgang vertritt den bei Amphibien wie bei einem Theile der Reptilien bestehenden Häutungsprocess.

Bei vielen Säugethieren findet eine Abstoßung von Epidermiszellen gegen das Ende des Fötallebens statt (Vernix caseosa), während es bei anderen zu jener Zeit zu einer wirklichen Häutung kommt. Die obersten Lagen der Hornschicht lösen sich in continuo ab und bilden zeitweilig eine dem Körper sammt den Gliedmaßen mehr oder minder eng anliegende Hülle.

Diese *Häutung des Embryo* ist von C. E. v. Baer (Froriep's Notizen. Bd. XXXI. Nr. 10. 1831) vom Schwein beschrieben, dessen der Geburt nahe Embryonen von einer völlig durchsichtigen, »aber keineswegs sehr zarten Haut« bedeckt sind, welche das bereits vorhandene Haarkleid einhüllt. Sie lässt sich vom ganzen Embryo ablösen und steht nur an den Klauen, an dem Mund- und Afterrande sowie an der Nabelschnur mit dem Körper in engerer Verbindung. Dieselbe abgelöste Epidermisschicht, nur im weiteren Abstande vom Körper, fand v. Baer auch bei fast reifen Embryonen von Bradypus, von dem sie später auch Welcker beschrieb (Abh. d. Naturf. Ges. zu Halle. Bd. IX. 1864). Dass diese Ablösung einer continuirlichen Oberhautschicht nicht durch das Hervorbrechen der Haare bedingt sein kann, lehrt das Vorkommen der gleichen Erscheinung beim reifen Delphinfötus (Stannius, Erster Bericht von d. zootom. Institut d. Univ. Rostock. 1840). Dieses von Welcker **Epitrichium** benannte Gebilde ward von demselben auch bei Choloepus, Myrmecophaga und Dicotyles nachgewiesen und beim Pferde vermuthet, bei vielen anderen Säugethieren vermisst. Die Entstehung des Epitrichium scheint an eine frühzeitig ausgebildete Mächtigkeit der Hornschicht der Epidermis geknüpft zu sein.

Die verbreitetste Modification der Oberfläche der Lederhaut bilden in verschiedenem Maße ausgeprägte Erhebungen der Lederhaut, die bei geringerem Umfange Papillen vorstellen. Nach diesen wird jene oberflächliche Schicht *Pars papillaris* benannt. Solche Gebilde sind bei den Cyclostomen nur an wenigen Örtlichkeiten vorhanden, verbreiteter dagegen im gesammten Integumente bei den gnathostomen Fischen; bei den Dipnoern sind sie unregelmäßig bei Protopterus. Bedeutender, die halbe Dicke der Epidermis durchsetzend, bei Ceratodus (Fig. 21). Sie stellen hier *Stützen der Epidermis* vor. In diesem indifferenten Zustande erhalten sie sich auch bei anderen Fischen an manchen Localitäten des Körpers unverändert, indess sie über den größten Theil des Körpers in weitere Veränderungen übergehen, die wir beim Hautskelete betrachten. Als Träger von Sinnesorganen des Integuments erlangen Papillen bei Teleostiern eine besondere Ausbildung (LEYDIG).

Unter den *Amphibien* fehlen jene Gebilde gleichfalls nicht, wenn sie auch nicht überall verbreitet sind. In der Regel machen sie sich auf der Oberfläche des Körpers bemerkbar, indem die Oberhaut sie überkleidet. Wir unterscheiden sie von solchen Vorsprüngen des Integuments, welche durch eingelagerte Drüsen erzeugt sind und dann gleichfalls höcker- oder warzenförmige Bildungen des Integuments erzeugen (Kröten, Salamander). Erhebungen selbständiger Art trifft man als Höcker und auch feine stachelförmige Vorsprünge bei manchen Anuren (Bufo, Bombinator); auch Papillen in gewissen Regionen, bald vereinzelt, bald dicht. Leistenförmige Erhebungen und Papillen können über die ganze Haut verbreitet sein (Menopoma, Cryptobranchus). Eine eigenthümliche Veränderung erfährt die Lederhaut bei Amphibien (Bufo) durch die Aufnahme von Kalk. Dieser im Bindegewebe der Streckseite des Rumpfes und der Extremitäten abgesetzt, kann sich zu förmlichen Kalkplättchen zusammenschließen, die dicht neben einander geordnet sind (LEYDIG). — Manche Papillenbildungen bei Amphibien sind aus Coriumfortsätzen zu Sinnesorganen hervorgegangen, und bleiben nach dem Schwunde der letzteren noch erhalten (MAURER), wie andere Erhebungen.

Sie bilden hier mehr unregelmäßig gewundene, bald getheilte, bald wieder anderen sich anschließende Züge, die auch an der Oberhaut sichtbar sind. Dieses Verhalten steht mit dem Blutgefäßapparate der Haut in Verbindung, in so fern Capillaren in jenen Leistchen und Faltungen ihren Weg nehmen. Diese werden von so spärlichem Bindegewebe begleitet, dass man sie als von der Epidermis umschlossen und außerhalb der Lederhaut verlaufend betrachten könnte. Offenbar liegt in diesen gegen die Körperoberfläche emporgetretenen Blutgefäßen eine mit der respiratorischen Function des Integuments in Zusammenhang stehende Einrichtung vor (LEYDIG), die auch anderen Amphibien zukommt. Ähnlich verhält sich auch Menopoma (LEYDIG) und auch bei Gymnophionen dürfte das Gleiche bestehen, indem die schon oben (S. 93) bemerkte Communication von Capillaren mit intercellulären Spalten der Oberhaut vorhanden ist.

Eigenthümlich erscheint die Ringelung der Haut bei den Gymnophionen. Sie beginnt meist in einiger Entfernung vom Kopfe und zieht bis zum Körperende. Die Ringel übertreffen an Zahl bedeutend jene der Wirbel, sind somit eine selbständige Einrichtung des Integuments, welche wohl durch die Lebensweise erworben wurde.

Die Hautringel der Gymnophionen verlaufen bei manchen nicht über den ganzen Umfang des Körpers. Sie sind dann in der Medianlinie dorsal und ventral unterbrochen und lassen daselbst glatte Strecken in verschiedener Ausdehnung bestehen. Da auch bei jenen, welche vollständige Ringe besitzen, die ersten nur Halbringe sind, dürfte dieser Zustand als der primitivere gelten. Diese Ringe stehen in naher Beziehung zu in ihnen befindlichen Organen, Drüsen und Schüppchen, die weiter unten zu berücksichtigen sind.

Die Papillenbildung und daraus hervorgehende Erhebungen mannigfaltiger Art werden bei den *Reptilien* zu einer allgemein verbreiteten Einrichtung. Diese steht mit einer bedeutenderen Verhornung der Epidermis in Connex und lässt damit besondere Befunde hervorgehen, welche wir bei den Horngebilden des Integuments betrachten. Während in jenen Erhebungen und Vorsprüngen der Lederhaut eine große Verschiedenheit des Umfanges waltet, wodurch sie die Oberflächengestaltung des gesammten Integuments beeinflussen, treten sie bei den *Vögeln* größtentheils an Umfang zurück, und bewahren nur im Integumente der Füße den Reptiliencharakter. Am übrigen Körper haben die Papillen entweder Beziehungen zur Entwickelung des Federkleides gewonnen, mit dessen Ausbildung man sie an den befiederten Hautstrecken vermisst. Kleine Papillen trägt die Lederhaut jedoch an den nackten Hautflächen bei manchen Vögeln, z. B. in der Umgebung des Schnabels, der Augen (LEYDIG).

Andere Verhältnisse ergeben sich für die *Säugethiere*, in so fern hier die verbreitetsten Papillenbildnngen, jene der Haare nämlich, mit jenen anderen bei Reptilien und Vögeln vorhandenen in keinem phylogenetischen Zusammenhange stehen. So sind denn auf dem größten Theile des Integuments nur leichte wellige Erhebungen vorhanden, die den Namen »Papillen« selten verdienen, während es an nackten Hautstellen zu einer bedeutenderen Papillenentfaltung kommt, welche zugleich mit einer localen Dickezunahme der Epidermis verknüpft ist. In der Regel stehen diese Papillen mit sensorischen Einrichtungen im Connex. Bei vielen Säugethieren ist die Schnauze, bei den meisten sind die Hautpolster an der Ventralfläche der Gliedmaßen-Enden der Sitz sehr großer Papillen, wie auch Handteller und Fußsohle bei den Primaten. Mit dem Verluste der Behaarung gewinnt die Papillenbildung eine allgemeinere Ausdehnung. Sie findet sich demzufolge bei den nur spärlich behaarten Ungulaten, auch bei Elephas reich entfaltet; auch bei den Sirenen und bei den Cetaceen sind sie nicht bloß von bedeutender Länge, sondern auch in dicht gedrängter Anordnung im ganzen Integumente verbreitet. Sie bergen zugleich ein Capillarnetz, während sie sonst als kleinere Bildungen mit nur einfachen Capillarschlingen versehen sind.

Alle diese Papillenbildungen bei Säugethieren tragen nur wenig oder gar nichts zum Oberflächenrelief des Körpers bei. Ihre Häufung an gewissen Localitäten ruft durch den Gegensatz zur Nachbarschaft höchstens unbedeutende Erhebungen hervor. Die bei den Reptilien vorhandene Bedeutung für die Gestaltung der Oberfläche ist mit dem Umfange der Papillen bei den Vögeln verloren gegangen, wogegen sich mit der Federbildung ein neues Organ aus ihnen entfaltet hat, welches in den Haaren der Säugethiere nur ein Analogon besitzt.

Das Gefüge der Lederhaut bietet bei den *Säugethieren* manche beachtenswerthe Modificationen. Sie ist bei den Perissodactylen nicht bloß von bedeutender Derbheit, sondern zeigt auch ihre sich durchflechtenden Bindegewebsbündel von sehniger Beschaffenheit. Das sonst lockere Bindegewebe ist durch Sehnengewebe vertreten. Die gröberen Bündel desselben gliedern sich wie in den Sehnen in Bündel verschiedener Ordnung (LEYDIG). Der unterhalb des Papillarkörpers bestehende Theil der Lederhaut geht bei den meisten Säugethieren allmählich in ein mehr lockeres Gefüge über. Er stellt den größten Theil der Dicke der gesammten Lederhaut vor. Einlagerungen von Fettzellen finden sich in verschiedenem Maße vor. Zuweilen werden sie ganz vermisst. Bei der Umbildung der Lederhaut der Cetaceen in eine Speckschicht bleibt nur die Pars papillaris davon ausgeschlossen. Sie bildet über der ersteren eine meist dünne Lage. Bei anderen, wie beim Narwal und bei Beluga, ist die Papillarschicht von bedeutenderer Dicke.

Elastisches Gewebe findet sich im Bindegewebe des Corium meist nur mit feineren Fasernetzen. Eine bedeutendere Ausbildung hat es in der Flughaut der Chiropteren erlangt. Es bildet hier ein sehr reich entfaltetes Netzwerk.

Contractile, der Lederhaut eigenthümliche *Elemente* sind glatte Muskelzellen, die am verbreitetsten in Verbindung mit dem Drüsenapparate der Haut bestehen (siehe unten), oder bei Vögeln den Federn, bei Säugethieren auch den Haaren zugetheilt sind. Sonst sind nur einzelne Integumentstrecken mit Zügen oder auch continuirlichen Schichten glatter Muskulatur ausgestattet. Was von quergestreifter Muskulatur in der Lederhaut sich verbreitet, ist dieser nicht ursprünglich zugehörig, sondern ist Stammesmuskulatur, welche Verbindungen mit der Haut gewonnen hat, wie in der Umgebung der Öffnungen am Kopfe, vorzüglich in den Lippen oder an der Schnauze der Säugethiere. Auch die in der Flughaut der Chiropteren vorhandenen Muskelzüge, welche in der Haut zu entspringen und zu endigen scheinen, gehören hierher.

Über das Vorkommen und Verhalten glatter Muskeln in der Haut bei Säugethieren und Vögeln s. L. SEUFFERT, Würzb. Naturw. Zeitschrift. Bd. III. (1862).

c) Pigment.

§ 50.

Durch seine Färbung leistet das Integument eine nicht minder wichtige Function, zumeist in protectiver Richtung, indem das Thier dadurch seiner Umgebung sich anpasst, oder in anderer Art durch Theilnahme an dem Geschlechtsleben (attractive Färbung) oder an anderen Zuständen des Organismus. Die Färbung des Integumentes ist größtentheils durch Pigmente bedingt, welche in den beiden Hauptschichten des ersteren ihren Sitz haben können. Das Pigment ist mancherlei Art, entweder diffus oder körnig. Die Träger des letzteren sind Zellen, welche, von verschiedener Form, in der Regel ramificirt, in der *Lederhaut* ihren Sitz haben. Es sind durch Pigmentaufnahme modificirte Zellen, zum Theil wahrscheinlich Wanderzellen. Diese Chromatophoren führen körniges Pigment in verschiedener Art im Zellprotoplasma vertheilt, mit dessen Bewegungen es seine Vertheilung und damit zugleich die Farbwirkung ändert. Schon bei den *Fischen* treten die Farbzellen in außerordentlicher Mannigfaltigkeit auf, zugleich von bedeutender Größe. Bald sind es nur die tieferen Partien der Lederhaut, bald die oberflächlichste Lage derselben, welche Pigmentzellen führen.

Bei den *Amphibien* und *Reptilien* dient die aus weicherem Gewebe gebildete oberste Schicht der Lederhaut am meisten der Verbreitung jener Pigmentzellen, welche sich auch in die senkrechten Züge vertheilen. Der äußerste Saum der oberflächlichen Schicht bleibt in der Regel pigmentfrei, aber dicht daran sind sie nicht selten in Mengen angesammelt anzutreffen, als ob hier gegen die Epidermis zu eine Schranke bestände (vergl. Fig. 36, p. 114). Auch bei *Vögeln* und *Säugethieren* enthält die Lederhaut Pigmentzellen, diese sind aber nicht so reich verzweigt als sie bei Fischen und Amphibien, auch noch bei Reptilien sind. Solche Zellen kommen in allen größeren Abtheilungen auch in der Oberhaut vor. Sie verzweigen sich hier mit ihren ramificirten Fortsätzen zwischen den Zellen der Keimschicht, also in der Intercellularstructur (S. 93), bei Fischen und Amphibien zuweilen bis an die äußerste Epidermisgrenze. Es muss auffallen, dass die Epidermis damit von ihren übrigen Bestandtheilen so sehr verschiedene Elemente aufweist, Elemente, die zwischen den anderen wie Fremdlinge sich darstellen. Dieses Verhältnis findet in dem Nachweise Aufklärung, dass jene ramificirten Zellen der Epidermis aus der Lederhaut stammen, durch Einwanderung in diese übergegangen sind. Man nimmt nicht unschwer alle Stadien der Auswanderung wahr, wie sie erst ihre Fortsätze zwischen die Zellen der Basalschicht senden und dann mehr und mehr auch Theile ihres Körpers sich eindrängen, bis derselbe ganz in die Epidermis gelangt ist. Im Gegensatze zu dem Aufenthalte in der Lederhaut kommt in der Epidermis eine reichere Entfaltung feiner und feinster Fortsätze zu Stande, und der Zellkörper selbst erscheint von minderem Volum, da er sein Material an die Fortsätze abgab, beides wohl in Anpassung an die engere intercellulare Räumlichkeit.

Die Bewegungen der Chromatophoren rufen zeitweilig einen Wechsel der Farbeneffecte hervor, wie er bei manchen Fischen und Amphibien, aber auch noch bei Reptilien bekannt ist, und von Affectzuständen abhängig, durch das Nervensystem vermittelt wird. In dieser Beziehung ist der in einzelnen Fällen erkannte Zusammenhang der Chromatophoren mit Nervenfaserenden von Bedeutung.

Außer diesen Chromatophoren giebt es noch farbstoffführende Formelemente bald in dem Bindegewebe der Lederhaut, bald in der Epidermis. Die tiefen Lagen der Malpighi'schen Schicht der Epidermis zeigen ihre Zellen schon bei Fischen (von Torpedo erwähnt es Leydig), dann auch bei Amphibien und Reptilien mit Farbstoffen erfüllt. Manchen fehlten diese ganz, wie Hyla (Leydig). Auch bei Vögeln ist jene Schicht der hauptsächlichste Sitz der Färbung des Integuments. Dagegen ist bei den Säugethieren die in der Epidermis befindliche, manchmal auch in die Hornschicht derselben dringende Pigmentirung noch durch Pigment der Lederhaut verstärkt, und dieses ist sogar in manchen Fällen der ausschließliche Sitz der Färbung.

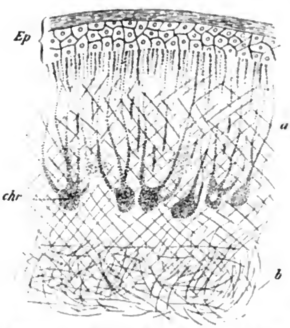
Die *Farbzellen* sind bei Fischen und Amphibien häufig bei einem Individuum von mehrfacher Art. Am Farbenwechsel ist vorwiegend dunkles Pigment betheiligt, auch Interferenzerscheinungen, welche von den über den Pigmentzellen befindlichen

Coriumlagen ausgehen, kommt dabei eine Rolle zu. Außer mehrfachen Schriften LEYDIG's s. B. HALLER im Zoolog. Anzeiger 1885. S. 611.

Unter den Amphibien sind es die Anuren (Bufo variabilis, Hyla arborea), bei denen jener Farbenwechsel am deutlichsten zum Ausdrucke kommt. Es kommt ihm eine adaptive Bedeutung zu, da er häufig von der Farbe der Umgebung des Aufenthaltsortes, auch von der Beleuchtung oder der Beschattung sich abhängig erweist. Wo Chromatophoren mit verschiedenem Pigment im Spiele sind, wird die Färbung, je nachdem die einen oder die anderen oder auch alle thätig sind, in reicherem Wechsel erscheinen. Über diese Erscheinung s. besonders LEYDIG, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVIII, ferner WITTICH, Arch. f. Anat. 1854, HARLESS, Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. V, J. LISTER, Philos. Transact. 1858.

Unter den Reptilien, bei denen ein Farbewechsel bekannt ist, wie bei manchen Sauriern und Schlangen, ist Chamaeleo mehrfach Gegenstand der Untersuchung des Phänomens gewesen (C. BRÜCKE, Denkschriften d. Wiener Acad. Bd. IV. 1852, P. BERT, Comptes rendus. T. LXXX. 1876. Nr. 21). Die bezügliche Einrichtung ist aus nebenstehender Figur leicht zu verstehen. In einer gewissen Tiefe der Lederhaut befindet sich eine Schicht von Chromatophoren (*chr*), welche ihre sämmtlichen Fortsätze in ziemlich gerader Richtung bis dicht unter die Epidermis erstrecken. Hier enden sie mit einer mehr oder minder bedeutenden Anschwellung. Bewegt sich das dunkle, pigmentführende Protoplasma nach außen, so entsteht unmittelbar unter der Epidermis eine durch dicht gedrängte Pigmentsäulchen gebildete Zone, welche durch die Epidermis schimmert. Je nachdem geringere oder bedeutendere Pigmentmassen auf jenem Wege nach der Oberfläche befördert werden, verändert sich zugleich der Umfang des Chromatophorenkörpers, und damit entsteht für die wechselnde Erscheinung eine neue Instanz. Die Beschaffenheit der Lederhaut ist gleichfalls von Bedeutung. Sie bietet in ihrer untersten Schicht einen mehr horizontalen Bündelverlauf, an welchen eine stärkere Durchflechtungsschicht (Fig. 25 *b*) sich anschließt. Aus dieser treten die Bündel in paralleler Anordnung in schrägen Verlauf über, in welchem sie sich bis unter die Epidermis rechtwinkelig durchkreuzen.

Fig. 25.



Ein Schnitt aus der Haut von Chamaeleo. *a, b* Lederhaut. *chr* Chromatophoren. *Ep* Epidermis.

Die Verhältnisse des Farbenwechsels in subjectiver und objectiver Weise behandelt POUCHET, Journ. de l'Anat. et de la Physiol. Tom. VIII.

Das Vorkommen von Chromatophoren in der Epidermis ist als eine vorübergehende Erscheinung bei der Entwickelung des Hühnchens beobachtet (KERBERT) und bei Säugethieren ist es eine wenn auch selten wahrgenommene Erscheinung bei Hippopotamus, M. WEBER).

Verhalten der Nerven zu Chromatophoren der Fische s. EBERTH und BUNGE, Arch. f. mikr. Anat. XLVI.

Zu den die Färbung des Integuments bedingenden Gebilden ist auch das *weiße Pigment* zu rechnen, welches gleichfalls in ramificirten Zellen der Lederhaut vorkommt.

Solche finden sich mit den farbigen bei Amphibien vor, auch bei manchen Reptilien (Anguis fragilis. Coluber, LEYDIG). Sie betheiligen sich aber nicht activ am Farbenspiel. da sie unbeweglich erscheinen. Häufig entbehren sie der Fortsätze. Den Metallglanz der Haut, wie er bei Fischen sehr verbreitet ist, bewirken eigenthümliche kleinste Plättchen (*Flitter* oder krystallinische Gebilde, welche eine tiefe Schicht des Corium einnehmen. Sie kommen auch manchen Amphibien zu (LEYDIG). Die lebhaft rothe Farbe, welche an manchen Hautstellen bei Vögeln erscheint (z. B. um die Augen des Auerhahns, auch an Schnäbeln, sowie in der sogenannten Wachshaut), wird durch Fett bewirkt, welches hier die Zellen des Malpighi'schen Stratum führen. Alle anderen Färbungen, wie jene der Hautlappen der Hühner (Hahnenkamm), werden von der Blutgefäßvertheilung hervorgebracht, und wo an solchen Hautgebilden ein Wechsel der Färbung besteht (Meleagris), spielen auch die Lymphbahnen eine Rolle.

Über die chemisch-physiologischen Verhältnisse des Pigments der Wirbelthiere s. C. FR. W. KRUKENBERG, Vergleichend-physiol. Studien. II. Reihe. 2. Abtheil. 1882.

Organbildungen des Integuments.

Aufbau und Eintheilung desselben.

§ 51.

Vom Integumente geht die Entstehung einer großen Anzahl von Organen aus. Wie schon das primitive Ectoderm für ganze Organsysteme die Anlage bildete, so gelangen noch zahlreichere, dem Organismus Dienste leistende Bildungen zur Entfaltung, nachdem das Ectoderm in die Epidermis übergegangen und ihm das mesodermale Corium zugetheilt ist. An dem so zusammengesetzten Integumente behält zwar die Epidermis das functionelle Übergewicht, indem sie an den meisten Organbildungen sich am intensivsten betheiligt, allein immer kommt früher oder später auch die Lederhaut in Action, und in manchen Fällen ist sie scheinbar der hauptsächlichste Factor. Aus dem Verhalten des ersten Zustandes hat man einen Grund für die Eintheilung der integumentalen Organe entnommen und *epidermoidale Gebilde* von den *Organen der Lederhaut* unterschieden aufgestellt. Im Festhalten an dieser Eintheilung müsste für manche Organreihen eine Trennung der Darstellung erfolgen. Wir ziehen daher vor, unbeschadet des Werthes jenes Principes, die Organe in anderer Weise zu gruppiren, so dass phylogenetisch Zusammengehöriges in seinem Connexe sich erweist.

Außer großen durch mehrere Abtheilungen der Vertebraten herrschenden Organreihen bestehen zahlreiche kleinere, oder auf enge Gruppen beschränkte Organbildungen. Wie wichtig dieselben ihren Trägern auch sein mögen, und wie bedeutungsvoll ihre Rolle im Kampfe ums Dasein auch sein mag, so müssen wir sie doch einer eingehenden Behandlung entziehen. Eine Anzahl derselben mag in Folgendem eine kurze Anführung finden. Es sollen mehr Beispiele als umfassende Angaben sein.

Am reichlichsten treffen sich solche morphologisch minder wichtige Organbildungen an den dem Verkehr mit der Außenwelt am meisten ausgesetzten Körpertheilen. Vor Allem ist es der *Kopf*, der, bei der Ortsbewegung vorangehend, durch

feindliche Begegnungen mit Schutz- und Trutzgebilden aller Art sich ausgerüstet hat, aber auch oftmals mit solchen Organen, die für die Beschaffung der Nahrung wirksam werden. Solchen Gebilden begegnen wir bei Fischen in den Barteln der Störe und mancher Teleostier (Siluroiden und einigen Cyprinoiden). Wenn diese »Bartfäden« auch als Träger von Sinnesorganen von Bedeutung sind, so deutet doch ihr Vorkommen in der Nachbarschaft des Mundes auf eine mehr oder minder enge Beziehung zur Ernährung. Bei vielen Acanthopteren stehen andere Fortsatzbildungen des Integumentes als Angeln in Verwendung und erhalten sogar Stützgebilde (Lophius), auch Hautläppchen mannigfaltiger Form und Größe, im Wasser wie Wimpeln flottirend, ahmen manchmal in protectiver Bedeutung Seegewächse nach (Hippocampus) oder vergrößern, am Kopfe vertheilt, die Erscheinung des Thieres (Scorpaena).

Diesen mannigfaltigen, nur innerhalb engerer Abtheilungen der Fische entfalteten Bildungen gegenüber stellen sich mit dem Gebrauche der *Gliedmaßen* zur Ortsbewegung auf dem Lande an diesen Körpertheilen besondere Differenzirungen ein.

Eine locale Modification erfährt das Integument der Gliedmaßen der höheren Wirbelthiere an jenen Flächen, welche bei der Locomotion den Boden berühren. Hier bildet die Haut meist unter bedeutender Verdickung der beiden sie zusammensetzenden Schichten polsterartige Vorsprünge, *Ballen* (Colla), die sich für die einzelnen Abtheilungen charakteristisch gestalten.

Solchen Gebilden begegnen wir bereits bei den *Amphibien*, wo sie mehr auf die Zehen beschränkt sind. Bei den Laubfröschen sind die am Ende der Zehen befindlichen *Haftscheiben* Umbildungen dieser Polster. Die *Reptilien* besitzen sie nicht minder, und zwar in größerer Sonderung. Auch hier gehen in einer Abtheilung (Ascalabotae) Haftapparate hervor. Diese erstrecken sich längs der Finger und Zehen und sind durch mancherlei Relief (Querfalten etc.) ausgezeichnet. Während auch noch bei den *Vögeln* die Zehen mit jenen Ballen ausgestattet sind, wird ihnen bei den *Säugethieren* eine größere Ausdehnung, die mit dem Gebrauche der Gliedmaße eng verknüpft ist. Bei vielen Beutelthieren und Prosimiern mit plantigraden Gliedmaßen erstrecken sich die Polster nicht bloß auf Mittelhand und Mittelfuß, sondern auch auf den carpalen oder tarsalen Abschnitt der Gliedmaße, und erscheinen in dieser Vertheilung auch bei anderen Plantigraden. Sie dienen nicht nur durch ihre elastische Beschaffenheit bei der Ortsbewegung, sondern werden auch besonders an Fingern und Zehen der Sitz sensibler Apparate, durch welche jene Gliedmaßenenden als Tastorgane verwendbar werden. So finden wir sie bei den Primaten, unter welchen der Mensch mit der Erwerbung des aufrechten Ganges sich vornehmlich jener Gebilde an der Hand bedient. Die Hautpolster sind hier zu *Tastballen* geworden.

Einen regressiven Weg beschreiten diese Einrichtungen da, wo die Sohlfläche nicht mehr ganz den Boden berührt. Bei den Digitigraden sind die Polster außer an den Zehen und Fingern auch noch am distalen Abschnitte von Mittelhand und Mittelfuß erhalten, oder nur an den ersteren. Ebenda trifft man sie auch bei den Ungulaten, wo sie sich mit den Klauen oder Hufen in die Bodencontactflächen der Finger und Zehen theilen.

An diesen Modificationen nimmt die Lederhaut den innigsten Antheil, indem sie leistenartige Erhebungen von bestimmter Anordnung formt, die wieder mit Papillen besetzt sind. Auch das subcutane Bindegewebe ist hier reichlicher vorhanden, in der Regel von Fett durchsetzt. — Zu diesen Gebilden ist auch die »Daumenschwiele« der männlichen Anuren zu rechnen, die aus gehäuften Papillen besteht, deren Epidermis eine Hornschicht trägt. LEYDIG, Morphol. Jahrb. Bd. II, und Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. Über die Haftapparate des Laubfrosches s. A. SCHUBERG, Arbeit. aus dem zoolog.-zoot. Institut zu Würzburg. Bd. X. Über die Tastballen der Säugethiere: KLAATSCH, Morphol. Jahrb. Bd. XIV, S. 407.

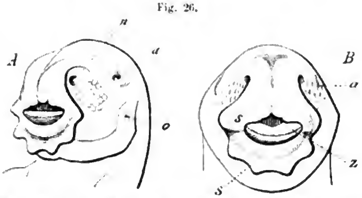
Horngebilde.

§ 52.

Außer der schon oben (S. 94) behandelten Bedeutung der Epidermis als durch ihr *Stratum corneum* wirksamer allgemeiner Schutzapparat, kommt ihr auch durch *Ausbildung jener Hornschicht* eine neue Leistung zu, die auf gewisse Örtlichkeiten beschränkt ist, und eben so innerhalb der Vertebraten nur in Abtheilungen derselben besteht. Solchen Horngebilden begegnen wir am *Kopfe*. Derselbe empfängt vom Integumente her manche besondere Ausstaltung. Der hornige Überzug der Kiefer der *Schildkröten* bildet einen Vorläufer für die bei den *Vögeln* schon oben angeführte hornige Schnabelscheide, durch welche in beiden Abtheilungen nicht bloß ein Ersatz für die verlorene Bezahnung geleistet, sondern auch den Kiefern selbst die Bedeutung einer Waffe zum Angriff oder zur Vertheidigung zu Theil wird, abgesehen von mannigfachen anderen Verrichtungen.

Auch bei den Säugethieren kommt eine Hornbedeckung der Kiefer noch zur Ausbildung; Ornithorhynchus bietet sie dar, an der Grenze mit einem feinen weicheren Saume versehen, an dem auch die Lederhaut theilnimmt. Auch daraus geht hervor, dass diese Bildung nicht von der Schnabelbildung der Vögel ableitbar ist. Sie befindet sich aber in nicht ganz isolirtem Verhalten, denn auch den Embryonen von Marsupialiern (Didelphys) kommt eine die Mundöffnung umziehende Faltenbildung (Schnabelschild) zu (Fig. 26), welche sich wohl von einem ähnlichen Befunde, wie bei Ornithorhynchus herleitet (SELENKA), wie sie denn in der That aus »hornigen Epidermiszellen« besteht. So dürften solche Befunde, da sie Ornithorhynchus ausgebildet, Didelphys vorübergehend und nicht mehr zu bedeutenden Verhornungen führend besitzt, bei den Vorfahren der Säugethiere eine weitere Verbreitung besessen haben.

Fig. 26.



Kopf eines Didelphys-Embryo. *A* schräg von der Seite. *B* von vorn. *a* Auge. *n* Nase. *o* Ohröffnung. *z* Zunge. *s* Epidermisfalte. (Nach SELENKA.)

Über Didelphys s. SELENKA, Studien z. Entwick. der Thiere. Heft 4. S. 157. Es ist bemerkenswerth, dass die Anlage für den Hornschnabel bei Ornithorhynchus in dem Stadium von gleicher Größe mit den erwähnten Didelphys-Embryonen noch nicht existirt (R. SEMON). Bei den Didelphen tritt also die Anlage eines zu einer Bedeutung gelangenden Erbstücks früher auf als bei Monotremen, um später völlig zu verschwinden, während das bei Ornithorhynchus dauernde Organ erst später als bei Didelphys zur Anlage gelangt. Dieses Verhalten spricht anscheinend für einen den Vorfahren des Ornithorhynchus zugekommenen späteren Erwerb der Einrichtung, in der That aber dürfte ein anderes Causalmoment bestehen. Echidna-Embryonen ließen nichts von jener Anlage erkennen. Man wird aber desshalb das einstmalige

Bestehen der Einrichtung noch nicht absprechen dürfen. Anderer Art sind die Nasenaufsätze der Chiropteren, bei denen das gesammte Integument in die keinerlei bedeutende Verhornungen darbietende Bildung sich erstreckt. Ihre morphologische Bedeutung ist eben so unbekannt als ihre Function, über welche nur Vermuthungen bestehen.

Andere, ausschließlich wohl als Waffen dienende, dem Kopfe zugetheilte Gebilde, treten bei fossilen Sauriern als Hörner auf. In der Abtheilung der *Dinosaurier* entsenden die Postfrontalia bei den Ceratopsiden (MARSH) mächtige paarige Fortsätze, welche nach vorn und etwas divergent gerichtet, zweifellos mit horniger Überkleidung versehen waren. Auch die Nasalregion des Schädels ergiebt sich mit einem bedeutenden Vorsprunge ausgerüstet, welcher die Annahme, dass er ein Horn trug, erweckt. Noch bedeutender stellt sich ein solcher Nasalhöcker bei Ceratosaurus (MARSH) dar, und lässt auch durch seine Beschaffenheit auf einen ansehnlicheren Hornbesatz schließen. Da wir wissen, dass ähnliche Bildungen vom Integumente ihren Ausgang nehmen und dass erst secundär die Skeletunterlage in Betheiligung tritt, müssen auch hier die Anfänge jener mächtigen Gestaltungen ins Integument verlegt werden. Das beschränkte Vorkommen dieser auffallenden Einrichtung in einer auch durch manche andere Charaktere ausgezeichneten Abtheilung der Reptilien giebt der Vermuthung Raum, dass eine größere Verbreitung jener Einrichtung bestanden haben muss, von welcher die bis jetzt bekannt gewordenen Formen extreme Zustände vorstellen. Wo der Beginn sich fand, ist unbekannt.

Bei der Betrachtung dieser Epidermisgebilde ist nicht ohne Wichtigkeit, dass auch bei Vögeln, allerdings nur während der Entwickelung im Eie, eine epidermoidale, mit Kalksalzen imprägnirte Verdickung am Schnabel auftritt, die als *Eizahn* beim Eröffnen der Eischale in Verwendung kommt.

Ob dieses nach dem Auskriechen der Jungen verloren gehende Gebilde aus einer Anpassung an die fester gewordene Schale hervorging, also erst innerhalb der Classe der Vögel entstand, oder ob es ein aus älteren Zuständen ererbtes, als Rudiment in der neuen wenn auch kurz dauernden Function sich erhaltendes Organ vorstellt, ist unsicher, wenn auch bei Reptilien Andeutungen gleicher Bildung bestehen.

Unter den Säugethieren sind es die Ungulaten, bei denen das Integument in manchen Abtheilungen den Kopf mit Waffen versah. Ähnlich wie bei oben erwähnten Sauriern, aber nicht davon ableitbar, ist die Nasenregion des Kopfes bei Rhinoceroten mit mächtigen compacten Hornmassen ausgestattet, welche bei manchen Arten sogar zu zweien, hinter einander stehend, vorkommen, wobei das hintere auf die Stirnregion rückt, bei dem gigantischen Elasmotherium, nach Ausweis der knöchernen Unterlage von colossaler Größe. Diese Hörner bestehen aus Hornfasern, zu denen die Elemente der Hornschicht sich verbanden, und die selbst wieder fest unter einander verbunden sind. Starke Papillen der Lederhaut ragen in die Hornbasis ein.

Während hier die Betheiligung des Schädels selbst nur in geringerem Grade durch Verdickungen und Erhebungen der der Hornbasis entsprechenden Knochenfläche sich betheiligt, wird bei den Wiederkäuern eine paarige, dem Os frontale angefügte Hornbildung durch die bedeutende Theilnahme der knöchernen Unterlage

charakterisirt. Die Entstehung des Hornes geht aber auch hier vom Integumente aus, indem die Epidermis sich verdickt, und das Corium mit dem Perioste innig sich verbindet, welches letztere einen Vorsprung des Knochens entstehen lässt. Ein solcher Zustand bildet den Ausgangspunkt für mehrere in divergenter Richtung sich entfaltende Reihen. Die eine führt zu den Cavicorniern, bei denen die Anlage unter Entstehung eines knöchernen Stirnzapfens auf dessen Integumentüberkleidung eine bedeutende Hornschicht entstehen lässt, die von der Basis aus stets neuen Zuwachs empfängt. Das Gehörne der Rinder, Schafe, Ziegen und Antilopen, mit seiner Mannigfaltigkeit im Volum, in der Gestalt und in der Richtung ist von jenem Zustande ausgegangen. Eine andere Reihe ähnlicher Gebilde erscheint in den Geweihen der Hirsche. Der vom Schädel sprossende, erst allmählich ossificirende Stirnzapfen bleibt hier bis zu seiner jeweils zu erreichenden Größe vom behaarten Integument überkleidet, welches eben so die nach den verschiedenen Arten verschieden reichen Verzweigungen der Geweihanlage überkleidet und erst nach deren völliger Ossification seine Bedeutung verliert und vertrocknet, um allmählich »abgefegt« zu werden. Die functionelle Beziehung des Integumentes zum Aufbau des Geweihes tritt auch bei dem, bei den meisten Cerviden periodisch erfolgendem Abfalle desselben hervor, wobei nur der die Verbindung des Geweihes mit dem Stirnbeine vermittelnde »Rosenstock« bestehen bleibt, und sich mit dem über ihn wachsenden Integumente bedeckend, ein aus letzterem neu entstehendes Geweih aufsetzt. Da dessen Verknöcherung vom Rosenstock aus beginnt, könnte man die gesammte Geweihbildung vom Skelete her ableiten. Aber es darf nicht übersehen werden, dass die weiche, vom Integumente und dessen Verbindung mit dem Perioste gelieferte Anlage dem Skelete eine ausschließliche Rolle zuzuerkennen verbietet. Wir betrachten also *beide* Bestandtheile in der Anlage wirksam, wenn auch das Product schließlich nur durch Knochen dargestellt wird.

Für diese die Bedeutung des Integuments wahrende Auffassung spricht auch die rudimentäre Geweihbildung bei Camelopardalis, welche in nur kurzen unverzweigten Fortsätzen besteht. Von der Haut überkleidet, welche terminal ein Büschel stärkerer Haare trägt, umschließen diese Fortsätze ein nicht mit dem Schädel synostotisch verbundenes Knochenstück. Jedenfalls ist hier die Ossification nicht direct vom Kopfskelet ausgegangen.

Eine periodische Erneuerung des Gehörnes bei manchen Antilopen (Antilocapra americana) erinnert an den Geweihwechsel der Hirsche nur ganz fern, da nur die Hornscheide abgestoßen wird (Bartlett, Proceed. Zoolog. Soc. 1865). Mehr noch deutet der Beginn einer Gabelung des Hornes auf jene Beziehungen. Von einer ähnlichen primitiven Gabelung ist wahrscheinlich auch die Vielhörnigkeit ausgegangen (A. quadricornis), durch welche auch die fossilen, den Giraffen zuzurechnenden Riesenantilopen (Bramatherium und Sivatherium) ausgezeichnet waren, und deren hinteres Hornpaar in seiner Verzweigung einen Parallelismus mit den Cerviden zeigt.

Obwohl es im Allgemeinen die Stirnregion ist, welche die genannten Hörnerbildungen entstehen lässt, so deutet schon das Vorkommen von vier Hörnern auf eine Verschiedenheit in der besonderen Localität. Bei den Rindern entspringen die Hörner vom hinteren Winkel der Frontalia. Bei den Antilopen sind sie weiter nach vorn gerückt, die Giraffen tragen sie auf der Kranznaht.

Über Geweihe und Gehörne s. R. v. Dombrowski. Wien 1885.

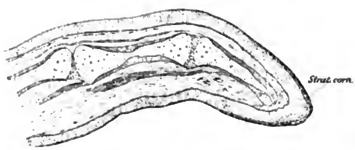
N. Lieberkühn, Über Wachsth. d. Stirnzapfens d. Geweihe. Arch. f. Anat. u. Phys. 1865. S. 404.

§ 53.

Eine weitere Verbreitung und dadurch als alterworbene Organe für unsere Zwecke von größerer Bedeutung kommt den hornigen Verdickungen der Endphalangen der Gliedmaßen zu. Dieses sind bei den Tetrapoden die exponirtesten Körpertheile, welche *mit der Locomotion auf festem Grunde* in besondere Action kommen. Von einfachem Beginnen sehen wir diese, je nach ihrem Verhalten als Krallen, Nägel, Klauen und Hufe unterschiedenen Gebilde zu höheren Stufen gelangen und in mannigfachen Verrichtungen in nicht unwichtigen Diensten für den Organismus.

Der Beginn bei *Amphibien* zeigt schon da, wo das übrige Integument noch eine cuticulare Schicht trägt, ein *Stratum corneum* an der Endphalange der Finger und Zehen (Perennibranchiaten) (Fig. 27). Sie hat durch diese Hornkappe einen Schutz gewonnen, und ist geeigneter zum Widerstande. Von einem solchen nahm wohl auch die Verhornung ihren Ausgang. Dasselbe Verhalten besteht auch bei Salamandrinen, aber mit einer nach der Larvenperiode erfolgenden Umwandlung des Finger- oder Zehenendes; von der primitiven spitzen Form in eine stumpfe bleibt zwar die Hornschicht bestehen, allein es erfolgen keine weiteren Differenzirungen, wie solche auch bei der Mehrzahl der Anuren von Seite der Hornschicht nicht mehr vorkommen.

Fig. 27.



Menobranchus lateralis. Medianer Längsschnitt durch einen Finger. 10/1. *Strat. corn.* Stratum corneum. (Nach E. Göppert.)

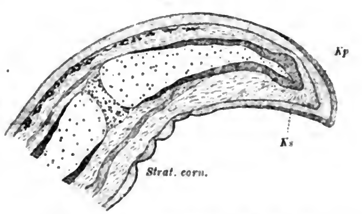
Dagegen ergiebt sich schon unter den Perennibranchiaten eine Sonderung am Stratum corneum (Siren), indem sich an der Endphalange unter Abflachung der ventralen Fläche eine *Krümmung* vollzieht, und die dorsale Hornschicht damit von bedeutenderem Umfange und auch stärker sich darstellt. Der hornige Überzug der Endphalange wird damit zur *Kralle*, an welcher Platte und Sohle unterscheidbar sind (Fig. 28 *Kp*, *Ks*). Dann beginnt eine neue, in der ganzen Reihe von Umgestaltungen sich forterhaltende Einrichtung. Die Krallen- oder Nagelplatte wird zum wirksamen Theile des Ganzen, denn sie ist es, welche Widerstand zu leisten hat, und aus dieser mechanischen Aufgabe entspringt die histologische Differenzirung der Platte, die somit das Causalmoment für ihre Veränderung aus ihrer Function erhält. Die Krümmung der Endphalange selbst dürfte gleichfalls in das Gefolge dieses Vorganges an der Krallenplatte zu rechnen sein und eine Anpassung vorstellen.

Ähnlich verhalten sich auch die Krallen an 1.—3. Zehe bei Dactylethra, und in extremer Ausbildung des Volums der Platte der Zehen bei Onychodactylus. Aus

Allem ergiebt sich ein phylogenetisch früher Beginn der Krallenbildung, wobei die negativen Befunde wohl von Reductionen sich herleiten, die auf Grund anderer Differenzirungen, wie z. B. die stumpfe Form des Phalangenendes sie zeigt, entstanden sind.

Dass der Erwerb von Krallen für den Amphibienstamm kein allgemeiner war, muss aus den Fußspuren von Stegocephalen, so weit solche erhalten sind, geschlossen werden.

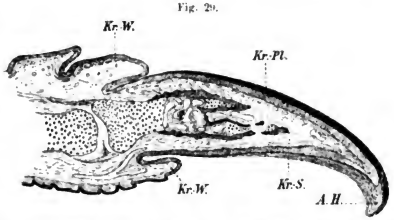
Fig. 28.



Siren lacertina. Medianer Längsschnitt durch einen Finger. 21/1. *Kp* Krallenplatte. *Ks* Krallensohle. (Nach E. Göppert.)

Die *Krallenbildung* der *Sauropsiden* ist nach Allem als ein Erbstück von den Amphibien zu betrachten, welches zugleich in einer unverkennbaren Vervollkommnung sich darstellt. Diese zeigt sich erstlich in der allgemein gewordenen *histologischen Differenzirung* von Krallenplatte und Krallensohle, indem in der ersteren ein viel festeres Gefüge der verhornten Formelemente auftritt, als an der Sohle, wo mehr der primitive Zustand sich erhält. Zweitens kommt es zur Bildung eines Hautwalles, welcher den proximalen Theil der Kralle bedeckt. Er scheint mit dorsaler Ausbildung zu beginnen (Schildkröten), kommt aber noch innerhalb der Reptilien zu bedeutender, auch ventraler Entfaltung (Fig. 29 *Kr.-W.*). Die Ausbildung der Krallenplatte geschieht auf Kosten der Sohle, welche unter seitlicher Compression des Gesammtorgans zu geringerem Umfange sinken kann (Lacertilier). Unter diesen Verhältnissen kommt die von der resistenten Krallenplatte gebildete Spitze zur Wirkung, wodurch der functionelle Werth des Ganzen sich erhöht. In anderer Art macht sich eine Umwandlung der Platte bei manchen Schildkröten geltend (Chelonier), wo die Flossenform der Gliedmaßen auch die Krallen der ersten Finger und Zehen beherrscht.

Fig. 29.

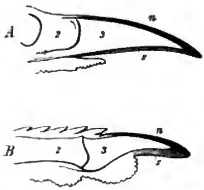


Crocodil (spec.?). Älterer Embryo. Medianer Längsschnitt durch einen Finger. 20/1. *A.H.* Ausfüllungshorn. *Kr.-Pl.* Krallenplatte. *Kr.-S.* Krallensohle. *Kr.-W.* Krallenwall. Die verschiedenen Bestandtheile sind in folgender Weise dargestellt: Stratum corneum resp. Kralle durch Strichelung parallel der Oberfläche. Stratum Malpighii durch feine Punktirung. Knochengewebe durch gröbere Punktirung. Knorpel durch weiter aus einander stehende, den Zellkernen entsprechende Punkte. (Nach E. Göppert.)

Bei den *Vögeln* sind die Krallen der Finger durch die Umbildung der Vorder-

gliedmaßen zum Flügel nur in einzelnen Fällen vorhanden. So bestehen Krallen am ersten und zweiten Finger bei manchen Ratiten, am ersten auch bei manchen Carinaten, hier am mächtigsten bei einigen Alectoriden (Palamedea, Chauna). Wir erkennen in dem Vorhandensein dieser Gebilde auch an der vorderen Gliedmaße Zeugnisse eines früheren, auf Reptilien zurückgehenden Zustandes.

Fig. 30.

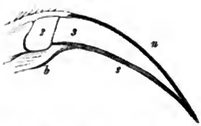


Durchschnitte der Endphalangen von Vögeln. 1/1. *A* Rhea americana. *B* Gallus domesticus. *n* Krallenplatte. *s* Krallensohle.

An den Zehen der Füße (Fig. 30) ist die Kralle über die Endphalange in verschiedenem Maße ausgedehnt, in der Regel mit plantarer Beschränkung, und ebenda bietet wieder die Hornmasse (*s*) die gleiche Verschiedenheit von der dorsalen wie bei den Reptilien dar. In der Einzelgestaltung waltet wieder Mannigfaltigkeit. mit manchen Übergängen zu platteren, an Nägel erinnernden Formen.

Größere Mannigfaltigkeit bieten diese terminalen Bedeckungen der *Säugethiere*, bei denen die sehr verschiedenen functionellen Beziehungen der Finger und der Zehen auch jene Integumentgebilde beherrschen. Im Anschluss an die unteren Abtheilungen waltet die krallenähnliche Form an den Endphalangen in den meisten Ordnungen vor und wird wieder durch die dorsale Hornplatte und weicheres Horngewebe an der Ventralfläche dargestellt. Die dorsale Platte greift dabei umgebogen auf die untere Fläche über, so dass sie jene minder feste Masse scheidenartig umfasst. Der dorsalen Krallenplatte kommt dadurch ein bedeutendes Übergewicht über die minder derb gefügte plantare Hornschicht zu, welche proximal in sehr verschiedenem Maße sich erstrecken kann. So sehen wir sie (*s*) in nebenstehender Figur fast der ganzen Länge der Endphalange folgen, während die Spitze der Kralle selbst durch die dorsale Platte dargestellt ist.

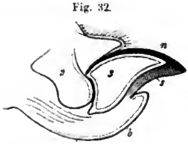
Fig. 31.



Längsschnitt durch die zweite Zehe von Echidna setosa. 1/1. *b* Sohlenballen. Übrige Bezeichnung wie in vorhergehender Figur.

An der bedeutenden Ausbildung der Kralle nimmt die Endphalange Theil, die immer ihre Unterlage bildet. Doch gewinnt nicht selten die Hornplatte der Kralle das Übergewicht über die Phalange. Bei tieferer Einsenkung des Krallenbettes an der Basis entsteht ein Falz (Fig. 32), indem die benachbarte Haut die Krallenwurzel bedeckt, von wo das Längenwachsthum des Horngebildes ausgeht. Aus dem verschiedenen Maße der Ausbildung und Gestaltung aller an der Krallenbildung betheiligten Factoren gehen nicht nur verschiedene Formen dieser

Fig. 32.

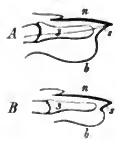


Längsschnitt durch eine Zehe von Canis familiaris. Bezeichnung wie in Fig. 30.

Gebilde hervor, sondern auch extremere Zustände, die wir nach zwei Reihen ordnen. Eine Reihe führt zu der Bildung des *Plattnagels*. Mit einer Minderung der seitlichen Wölbung der Hornplatte verbindet sich eine geringere Wölbung von vorn nach hinten zu. Damit geht die Krallenform verloren und die Hornsohle nimmt eine minder ausgedehnte Fläche an der Unterseite der Hornplatte ein. Diese Umwandlung zeigt sich schon bei den Beutelthieren (z. B. Didelphys), auch bei Halbaffen (z. B. Chiromys), deren Großzehe statt der Kralle einen Plattnagel trägt.

Bei den Affen bestehen dann allmähliche Übergänge zum Plattnagel an allen Fingern und Zehen, wobei die Nagelbildung am Daumen und an der Großzehe in der Regel die vollkommenere ist. Die von der Hornsohle eingenommene Strecke erleidet dabei fortschreitende Reductionen, und wird endlich auf einen schmalen, unterhalb des distalen Nagelrandes befindlichen Saum (Nagelsaum) beschränkt (Mensch).

Fig. 33.

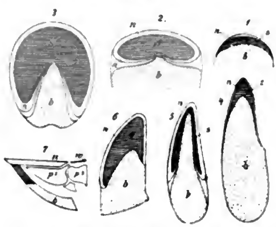


Längsschnitt durch *A* die vierte Zehe von Cercopithecus. *B* den zweiten Finger von Macacus ater. Bezeichnung wie in Fig. 30.

Diese Differenzirungsreihe wird von der Ausbildung des Zehen- oder Fingerballens begleitet, was wieder mit der Ausbildung der Enden der Gliedmaße zu einem Tastorgane in Connex steht. Jenes schon bei krallentragenden Säugethieren (vergl. Fig. 32 *b*) vorhandene Hautpolster gelangt mit seiner Ausdehnung nach vorn zu aus einer plantaren Lagerung allmählich in eine terminale, die es bei den Affen nicht ganz (Fig. 33 *a*, *b*), beim Menschen dagegen vollständig erreicht, da es weiter als der *Nagelsaum* vorspringt.

Wir sehen so in der Reduction der Hornsohle in Verbindung mit der terminalen Ausbildung des Finger- oder Zehenballens die Erwerbung eines höheren functionellen Werthes für die gesammte Gliedmaße.

Fig. 34.



1 Ende eines menschlichen Fingers. *2* Rhinoceros-, *3* Pferdehuf. *4* Klaue und Zehenballen des Lama, *5* des Elenthieres, *6* des Schweines. Alle Figuren von der Sohlfläche. *7* Medianschnitt durch einen Pferdehuf. *n* Hornplatte. *s* Hornsohle. *b* Zehenballen (Hornstrahl). p^1, p^2 Phalangen. *w* Wall. (Nach Boas.)

Eine andere Reihe aus der Kralle ableitbarer Bildungen erscheint bei den *Ungulaten*. Die geänderte Function der Finger und Zehen, welche in Gemäßheit der Gesammtfunction der Gliedmaßen bei der Locomotion *terminal* den Boden berühren, hat bemerkenswerthe Umgestaltungen zu Stande gebracht. Die Kralle ist in einen *Huf* oder in eine *Klaue* übergegangen (Fig. 34 *2*—*6*). Bei den *Perissodactylen* ist die Hornplatte an den nur mit den Endphalangen freien Zehen mit vorderer Wölbung versehen, krümmt sich dagegen mit ziemlich scharfem Winkel von beiden Seiten her an der Zehe einwärts, und umfasst damit die hier von stärkerem Gefüge sich darstellende Hornsohle (*2*, *3*), welche gleichfalls in Contact mit dem Boden kommt. Wenig gewölbt ist die Hornplatte bei Rhinoceros,

viel stärker bei den Einhufern, bei welchen der Zehenballen als »Hornstrahl« zugleich weit zwischen die nach vorn verlaufenden Eckpfeiler der Hornplatte tritt (Fig. 34 *2—6*).

Die Umbiegung der Hornplatte ist bei den *Artiodactylen* entweder nur in Andeutung vorhanden, oder sie fehlt gänzlich, so dass der Zehenballen direct an das in verschiedener Ausdehnung vorhandene Sohlenhorn grenzt, und gleichfalls, am bedeutendsten bei den Kamelen, am Auftritte sich betheiligt. So bleiben auch in diesen Umgestaltungen noch alle dem primitiveren Zustande entstammenden Theile vorhanden, und zeigen sich in neuen Anpassungen an geänderte Lebensverhältnisse des Thieres.

Die beiden aus Horngewebe bestehenden Bestandtheile des terminalen Schutzapparates der freien Enden der Gliedmaßen sind auch mit Modificationen des Corium verbunden, welches sie überziehen. Die Hornplatte, mag sie als Kralle, Huf oder Nagel erscheinen, liegt auf einer Coriumstrecke, welche deren *Bett* vorstellt. Bei den Säugethieren ist dieses in seiner größeren vorderen Ausdehnung durch longitudinale Leistchen ausgezeichnet, die gegen den Falz zu sich verlieren. Hier trägt die Lederhaut dagegen Papillen, und von da aus erfolgt das Längenwachsthum der Hornplatte. Am Hufe entspricht diese Strecke der sogenannten »Fleischkrone«. An der die Hornsohle tragenden Coriumstrecke sind wieder Papillen entfaltet, welche bei größerer Mächtigkeit der ersteren, wie es beim Hufe der Fall ist, eine ansehnliche Größe erreichen. Der in den Falz eingesenkte Theil der Hornplatte wird von einer Hautfalte, dem »Walle« überlagert, welcher sich auch seitlich um die Hornplatte zieht. Eine sehr bedeutende Hautfalte stellt dieser Wall an den Krallen der Carnivoren dar. Auch an den Nägeln ist er noch deutlich, relativ viel schwächer bei den Hufen und Klauen.

Eine Modification der Krallenform besteht bei den Feliden. Die Hornplatte ist hier im höchsten Maße seitlich comprimirt und zugleich von vorn nach hinten stark gekrümmt. Durch ersteren Umstand ist die Hornsohle auf eine schmale Längsspalte beschränkt, die von den Rändern der Hornplatte begrenzt wird.

Eine mächtigere Krallenbildung beeinflusst auch das Verhalten des Skeletes (der Endphalange). Das Krallenbett senkt sich mit dem Falze tiefer ein und wird von Knochenmasse überragt, welche sich gegen den Krallenwall zu entfaltet. Dadurch gewinnt die Hornplatte der Kralle eine Art von Scheide und es entsteht eine sehr widerstandsfähige Verbindung mit der Endphalange der Carnivoren; vorzüglich die Feliden, auch die Zehen mancher Edentaten liefern Beispiele. Eine andere Art der Festigung der Kralle wird durch eine mediane Einsenkung des Nagelbettes in die Endphalange erreicht, welche dadurch zwei terminale Zacken erhält. Eine der Einsenkung des Bettes entsprechende Längsleiste bildet an der Hornplatte der Kralle einen medianen Vorsprung, welcher die erstere wie ein Falz umschließt. Diese Einwirkung der Kralle auf die Gestaltung der Endphalange erscheint bei Perameles, Manis, Talpa.

In der ersten Anlage aller terminalen Bedeckungen der Phalangen der Säugethiere (wahrscheinlich auch bei den Sauropsiden) kommt die Sonderung der Hornplatte unter einer vergänglichen Epidermisdecke, dem *Eponychium*, zu Stande. Dieses setzt sich zum Nagelwall fort, an welchem Reste davon sich forterhalten.

Bezüglich dieser Gebilde s. SIEDAMGROTZKY, Berichte über das Veterinärwesen im Königr. Sachsen. 1870. J. E. V. BOAS, Über Morphologie der Nägel, Krallen, Hufe und Klauen der Säugethiere. Morph. Jahrb. Bd. IX. C. GEGENBAUR, Zur Morphologie des Nagels. Morph. Jahrb. Bd. X. Leipzig 1884. R. ZANDER, Die frühesten Studien der Nagelentwickelung und ihre Beziehungen zu den Digitalnerven. Archiv

für Anatomie und Physiologie. 1884. F. LEYDIG, Über den Bau der Zehen bei Batrachiern und die Bedeutung des Fersenhöckers. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876. J. E. V. BOAS, Zur Morphologie der Wirbelthierkralle. Morph. Jahrb. Bd. XXI. 1894. E. GÖPPERT, Zur Phylogenese der Wirbelthierkralle. Morph. Jahrb. Bd. XXV.

2. Hautdrüsen.

§ 54.

Die Formelemente der Epidermis äußern schon bei den Fischen eine secernirende Thätigkeit, indem von dem Protoplasma differente Substanzen zur Abscheidung kommen. Es waren die allgemein verbreiteten *Schleimzellen*. Klarer tritt die secretorische Bedeutung bei jenen hervor, die wir als *Becherzellen* aufführten (S. 83), *einzellige Drüsen*. Solche erscheinen auch noch bei Amphibien als Erbstücke, allein sie besitzen nicht mehr jene allgemeine Bedeutung, indem sie nur den Perennibranchiaten und den übrigen nur während des Larvenzustandes zukommen. Die secretorische Function des Integumentes wird von complicirteren, aus Summen von Epidermiszellen aufgebauten Gebilden geleistet, welche damit Organe höherer Ordnung, eigentliche *Drüsen* sind. Solche finden wir in der Haut der Wirbelthiere in verschiedenem Maße verbreitet. Sie entstehen alle aus der Keimschicht der Epidermis, welche sich unter Vermehrung ihrer Elemente und dadurch erzielte Vergrößerung der absondernden Strecke, in die Lederhaut einsenkt. So entstehen Schläuche verschiedenen Umfanges, die sie auskleidenden Zellen bilden das Drüsenepithel, die Verbindung mit der Oberfläche stellt den Ausführgang vor. Durch die Einsenkung in die Lederhaut wird auch diese an der Drüse betheiligt; sie liefert eine Umhüllung des Organs, und wenn dasselbe sich noch unter die Lederhaut verlängert, setzt sich jene Umhüllung dahin mit fort.

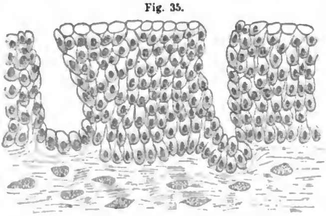
Ein dem Integumente der Fische zukommendes Drüsenorgan findet sich bei männlichen *Selachiern* an den zu Begattungsorganen umgebildeten Theilen der Bauchflossen. Es stellt eine taschenförmige Einsenkung einer größeren Integumentstrecke vor, welche, wenn auch absondernd, doch sich ganz außerhalb der Reihe von jenen Organen stellt, welche wir hier als Drüsen zu betrachten haben.

Als problematische Gebilde füge ich hier noch die sogenannten »Schleimsäcke« der *Myxinoiden* an. Dieses sind, seitlich am Körper hinter den Kiemen beginnend, je einem Myomer zugetheilte Follikel, welche mit feiner Öffnung ausmünden. Die Epidermis setzt sich in diese Mündung fort. Das Lumen dieser rundlichen, meist etwas abgeplatteten Schläuche wird von sehr großen Zellen ausgefüllt, welche kaum etwas mit Drüsenzellen gemein haben. Zwischen diesen Zellen finden sich kleinere Elemente, welche einen dicht zusammengeknäuelten Faden enthalten. JOH. MÜLLER, Myxinoiden. IV. S. 11. A. RETZIUS, Kongl. Vet. Ac. Handl. 1824. Ferner F. E. SCHULZE, Arch. f. mikr. Anat. (cit.)

Der typische Aufbau der Drüsen von der Keimschicht aus besitzt einen abseits stehenden Vorläufer in Einrichtungen, die wir unter den Fischen bei *Dipnoern* antreffen. Am Kopfe von Protopterus sind grubenförmige Einsenkungen in der Epidermis bekannt, welche bald nur den Grund der letzteren erreichen, bald mit einer meist nur kurzen Strecke sich in die Lederhaut verlängern. Auch an den

innerhalb der Epidermis befindlichen Strecken tritt eine Fortsetzung der Lederhaut scheidenartig empor. Dieselben Elemente, welche die Deckschichten der Epidermis bilden, kleiden jene Räume aus, ohne dass sie besondere, auf reichere Secretbildung zu deutende Modificationen darböten. Ist damit auch keine bestimmte Drüsennatur dieser Bildungen ausgesprochen, so ergiebt sich doch in der jedenfalls bestehenden epithelialen Oberflächenvergrößerung eine an Drüsen erinnernde Instanz. Ausdrücklich sei noch bemerkt, dass ich in diesen Einrichtungen keineswegs solche erkennen möchte, aus welchen Drüsen entstehen. Es ist auch nicht einmal sicher, ob ihre Function in derselben Richtung liegt; aber sie stellen jedenfalls auf Drüsen zu beziehende Gebilde vor, die hier Erwähnung beanspruchen. Auch Ceratodus bietet ähnliche Befunde (Fig. 35).

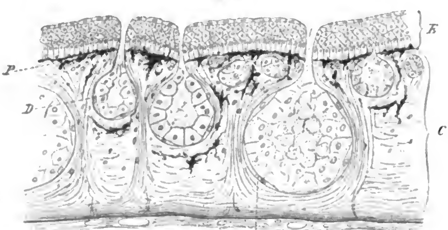
Fig. 35.



Querschnitt durch die Haut von Ceratodus.

Diese Verhältnisse finden wir nicht in höhere Abtheilungen fortgesetzt, vielmehr eröffnen sich mit den Amphibien neue Bahnen. Von der Keimschicht werden einzelne Elemente, vielleicht auch mehrere mit einander, in die Lederhaut entsendet, in deren oberflächlichen Schichten sie Platz nehmen. Hier bilden sie, sich vermehrend, mächtige Zellgruppen, jede bei zunehmender Größe durch Coriumzüge abgegrenzt, und damit ein einheitliches Gebilde, die Anlage einer *Hautdrüse* vorstellend. Die Volumzunahme erfolgt nicht sowohl durch Vermehrung der Zellen — dem Epithel der Drüse — als durch Vergrößerung dieser Elemente, in welchen sich die secretorische Action durch Entstehung in den verschiedenen Abtheilungen verschieden sich verhaltender Substanzen zu äußern beginnt. Solcher Anlagen bilden sich successive eine größere Zahl, wobei die voluminöseren weiter in die Lederhaut einragen, die kleineren, die wir als die jüngsten ansprechen, in den oberen Schichten sich befinden (Fig. 36). Erst nach beendeter Lar-

Fig. 36.



Ein Schnitt aus der Haut von Rana temporaria. *E* Epidermis. *C* Lederhaut. *D* Drüsen. *P* Pigment. *m* Muskelzellenbelag der Drüsen. Zwischen den Drüsen durchsetzen Bindegewebszüge die Dicke der Lederhaut.

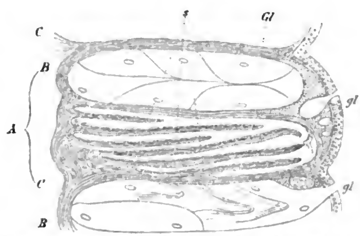
venperiode kommt es zur Bildung eines Ausführganges, welcher bei der fast unmittelbaren Angrenzung des Drüsenkörpers an die Epidermis nur einen Weg durch die letztere vorstellt, so dass also auch in dieser Hinsicht höchst einfache Verhältnisse bestehen. Nach außen vom Drüsenepithel findet sich, mit diesem in engstem Zusammenhange, *eine Schicht glatter Muskelzellen* in meridionaler Anordnung. Die Drüsenschläuche sind dadurch *contractil.* Diese fortan den Drüsenapparat charakterisirende Einrichtung entstammt gleichfalls dem Ectoderm und kommt mit der Anlage der Drüsen zur Ausbildung, indem sich dabei am Drüsenhalse der Zusammenhang der Muskelzellen mit Formelementen der Epidermis erkennen lässt (HEIDENHAIN).

Solche Drüsen besitzen eine große Verbreitung im Integument der *Amphibien*, deren unebene, oft warzige Oberfläche der Haut wenigstens zum Theile durch diese Organe erzeugt wird. An manchen Örtlichkeiten stehen sie gehäuft, wie in der Seitenregion des Hinterkopfes bei Kröten, auch bei Salamandra (die sogenannten Parotiden) und sind dann auch so sehr vergrößert, dass auch die Mündung ihres Ausführganges erkennbar ist.

An diesen Drüsen geben sich verschiedene Zustände, nicht bloß in dem schon unterschiedenen Volum, sondern auch nach dem jeweiligen Befunde ihrer physiologischen Thätigkeit, und endlich nach der Qualität des Secretes kund. In letzterer Hinsicht besteht eine bedeutende Mannigfaltigkeit, und selbst bei derselben Species besteht eine Differenz des Secretes, wie z. B. beim Frosche Schleimdrüsen und solche mit körnigem Secrete unterscheidbar sind (ENGELMANN). Letzteres Secret scheint mit dem der einen giftigen Stoff in Form eines solchen Saftes absondernden Drüsen von Salamandra verwandt zu sein, wie auch bei manchen Riechstoffe als Producte der Hautdrüsen (Unke, Kröten) im Dienste des Schutzes des Thieres stehen.

An manchen Localitäten gewinnen die Drüsen eine längere Gestaltung, wie solche Schläuche bei Hyla beschrieben sind (LEYDIG). Dann kommt es zur Bildung eines nicht bloß die Epidermis durchsetzenden, sondern auch noch im Corium verlaufenden Ausführganges. Auch am Kopfe mancher Salamandrinen (Chioglossa, Spelerpes, Batrachoseps) sind Drüsen in lange, sogar verzweigte Schläuche umgebildet, welche sogar einen großen Theil des Schädels subcutan überlagern (WIEDERSHEIM).

Fig. 37.



Durchschnitt durch die Haut von Ichthyophis glutinosa. *A* ein Hautring mit seinen beiden Abtheilungen *B*, *C*, welche auch von den angrenzenden Ringen theilweise dargestellt sind. *B* der Drüsenabschnitt mit einer großen Drüse und kleineren *Gl*. Die nächsten großen Drüsen mit dem Ausführgange *gl*. *s* Schuppen. (Nach P. u. F. SARASIN.)

Bei den Gymnophionen liegen die Hautdrüsen *in bestimmter Vertheilung* in den Ringen des Integuments, derart, dass die vordere Hälfte eines Ringes durch einen Gürtel dicht neben einander stehender sehr großer Drüsenschläuche (Riesendrüsen) gebildet wird, neben welchen auch noch kleinere vorkommen. Hinter den Drüsen liegen in jedem Ringe die als

»Schuppen« aufgefassten Stützgebilde, welche für die Drüsen einen Stützapparat abgeben (s. Fig. 37 s). Welche Bedeutung ihnen für die Vertheilung der Schuppen zugeschrieben werden muss, wird bei den letzteren erörtert.

Eine besondere Function scheinen die Drüsen der Rückenhaut von *Pipa* übernommen zu haben. Hier bestehen bei den Weibchen wabenartige Räume, welche zur Aufnahme der Eier dienen, die sich darin entwickeln. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass diese Säckchen aus vergrößerten Drüsen hervorgingen (LEYDIG).

Über die Hautdrüsen der Amphibien s. außer den beim Baue des Integuments citirten Schriften ASCHERSON, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1840. STIEDA, ibidem. 1865. J. EBERTH, Untersuchungen zur normalen und patholog. Anat. der Froschhaut. Leipzig 1869. ENGELMANN, Die Hautdrüsen des Frosches. PFLÜGER's Arch. f. Physiologie. Bd. V u. VI. M. HEIDENHAIN, Die Hautdrüsen der Amphibien. Sitzungsber. d. Würzb. phys.-med. Ges. Febr. 1893.

§ 55.

Gegen den Drüsenreichthum der Haut der Amphibien contrastirt jene der *Sauropsiden* in auffallender Weise. Sie entbehrt der Drüsen entweder vollständig oder es finden sich solche nur an wenigen Localitäten und diese vereinzelten Drüsenbildungen entbehren unter sich jeglichen Zusammenhanges. Sie können auch nicht einmal alle als Reste einer allgemeineren Drüsenverbreitung angesehen werden. Unter den Reptilien treffen wir bei den Eidechsen drüsenartige Bildungen an der Innenseite der Oberschenkel, wo sie in einer Längsreihe ausmünden (Schenkelporen). Diese Mündungen führen je in einen subcutan gelagerten Schlauch, der nach der Peripherie sich mehrfach theilt oder buchtet, und dadurch der acinösen Drüsenform sich nähert. Das Secret dieser Drüsen bilden verhornte Zellen, die zu einer festen Masse verbunden sind, welche aus dem Porus in Gestalt eines comprimirten Zapfens hervorragt.

Diese Organe sind bei den Weibchen nur schwach entwickelt oder fehlen bei manchen Gattungen ganz, bei anderen erstrecken sie sich von den Oberschenkeln aus bis vor den After (Uromastix). An dieser letzteren Stelle kommen sie auch den *Amphisbaenen* zu (Pori praeanales). Eine doppelte Reihe von Schenkelporen besitzen manche Gattungen (Aleponotus, Metopoceras).

MEISSNER, De papillis glandulisque femoralibus. Basil. 1832; ferner LEYDIG, Arten der Saurier. S. 9.

Die Bedeutung der Organe ist nicht sicher gestellt. Sehr wahrscheinlich dient das erhärtete Secret beim Begattungsacte. Ob diese Gebilde wirklichen, typischen Drüsen entstammen, ist in hohem Grade zweifelhaft.

Ebenso selbständige Gebilde sind die »Moschusdrüsen« der Crocodile und Schildkröten; dieses sind bei den ersteren ein Paar je zur Seite des Unterkiefers subcutan liegende Schläuche. Bei den Schildkröten münden ähnliche Drüsen an den Verbindungsstellen des Rücken- und Bauchschildes aus.

Jeder dieser vier Säcke ist mit glatter schleimhautähnlicher Membran ausgekleidet (Emys europaea), oder diese ist maschig (Pelomedusa) oder mit kleinen Rinnen versehen (Sphargis). Durch einen engen Ausführgang münden sie nach außen.

Bei manchen Trionichiden besteht neben diesen Drüsen noch ein Paar »unter

dem Vorderrande des Brustschildes, welche etwas vor der Mitte jeder seiner Seitenhälften nach außen mündet«. Bei diesen Drüsen der Chelonier hat man es wohl weniger mit Drüsen zu thun, die wie die echten Hautdrüsen aus einer epidermoidalen Anlage hervorgingen, als mit Einfaltungen des gesammten Integuments, welche allmählich sich zu jenen relativ weiten Schläuchen ausbildeten. Jedenfalls ist die Stelle ihrer Mündung dieser Entstehungsart günstig. Den Landschildkröten fehlen sie. Vergl. RATHKE, Entw. der Schildkröten. S. 205. PETERS, Archiv f. Anat. u. Phys. 1848.

Den **Vögeln** kommt ein ausgebildetes Drüsenorgan nur in der sogenannten Bürzeldrüse (*Glandula uropygii*) zu, welche über den letzten Caudalwirbeln zwischen den Spulen der Steuerfedern lagert. Das Organ besteht aus zwei größeren, bald getrennten, bald hinten mit einander verbundenen und oberflächlich abgerundeten Lappen, von denen ein Ausführgang auf eine Erhebung des Integumentes führt. Diese trägt die beiden Mündungen, welche auch in größerer Zahl vorkommen oder auch zu einer verschmolzen sein sollen. Das Secret des Organs ist eine ölartige Substanz, welche zum Einfetten des Gefieders dient. Jede Hälfte der Bürzeldrüse geht aus einer Einsenkung des Integumentes hervor, bildet somit anfänglich eine Tasche. Von deren Wand sprossen dann Drüsenschläuche hervor, welche den eigentlichen secretorischen Apparat bilden, während die erste Einsenkung in den Ausführgang übergeht. Dadurch gewinnt es den Anschein, als ob hier eine größere Summe ursprünglich selbständiger Drüsen zu einem gemeinsamen Organe sich vereinigt hätten.

Am größten ist die Drüse bei den Schwimmvögeln, bei denen auch eine größere Anzahl von Mündungen besteht (5—6 jederseits), den Ratiten fehlt sie, auch bei manchen anderen ward sie vermisst, so bei einigen Tauben, manchen Papageien. Die Form und Lage der Lappen ist für die einzelnen Abtheilungen charakteristisch. Die Drüsenschläuche besitzen eine zum Lumen des Ausführganges radiäre Anordnung. Der Ausführgang selbst zeigt in Verzweigungen oder erweiterten Strecken mancherlei Verschiedenheiten.

NITSCH, Pterylographie. S. 54. KOSSMANN, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXI.

Auch für dieses Organ ist eine selbständige Genese in Anspruch zu nehmen, in so fern es erst bei den Vögeln erworben erscheint, wahrscheinlich aus Falten des Integuments entstanden, die vielleicht mit der allmählichen Reduction des Schwanzes zur Ausbildung gelangt sind.

§ 56.

Die **Säugethiere** schließen sich durch reiche Ausbildung von Drüsen an die Amphibien an, und zwar sind erstlich solche Organe über das ganze Integument verbreitet und zweitens kommen sie selbst wieder in zahlreicher Modification vor. Diese geben, nach der Art ihres Secretes, gleichfalls mannigfach verschiedene, vielartige Beziehungen zur Lebensweise und zum Haushalte der Säugethiere kund, spielen sogar bei der Brutpflege eine wichtige Rolle. Die Säugethiere bilden dadurch einen prägnanten Gegensatz zu den Sauropsiden und knüpfen vielmehr an die Amphibien an, wenn wir auch nur im Stande sind für einen Theil dieser Drüsen directe Verbindungen zu erkennen.

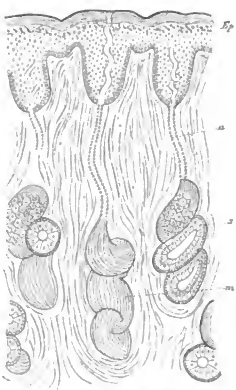
Diese Drüsen pflegt man ziemlich scharf in zwei Formen, *tubulöse und alveoläre*, zu scheiden und hat zu diesem Auseinanderhalten auch volle phylo-

genetische Berechtigung. Denn die eine Form *ist eine von den Amphibien her ererbte, während die andere erst bei den Säugethieren erworben ward.*

Wenn wir bei den Amphibien schlauchförmige Drüsengebilde mit einer die Epithelschicht überlagernden Muskelzellenschicht versehen in größter Verbreitung antreffen, so können wir an diese die Schlauchdrüsen der Säugethiere anreihen, denn sie bieten die gleiche Structur. *In dieser bildet die Muskelzellenschicht das vornehmste Kriterium,* indem dieser eigenthümliche Befund anderen Drüsenbildungen abgeht. Wenn wir somit bei jener Ableitung auf die Drüsengestalt selbst minderen Werth legen, so bleibt es doch nicht ganz ohne Bedeutung, dass niedere Zustände jener Drüsen auch bei den Säugethieren mit den Drüsen der Amphibien in der äußeren Form übereinkommende sind. Die Verschiedenartigkeit des Secretes, wie sie ja schon bei den Amphibien besteht, giebt keinen triftigen Grund für die Annahme einer phylogenetischen Selbständigkeit, denn wir treffen diese Drüsen selbst bei den Säugethieren in functionell vielseitiger Verwendung und demnach das Secret in sehr differenter Beschaffenheit, wobei eine wenn auch noch nicht näher gewürdigte structurelle Modification des secernirenden Epithels und anderer Verhältnisse eine nothwendige Voraussetzung bilden.

Solche schlauchförmige Drüsen sind im Integumente sowohl an behaarten als auch an haarlosen Stellen, wenn auch nicht allgemein und gleichmäßig verbreitet, an den ersteren sehr häufig mit den Haarbälgen die Mündung theilend. In der Gestaltung kommen sie auch oftmals mit jenen der Amphibien überein, aber kleinere Formelemente unterscheiden ihr Epithel von jenem.

Fig. 38.



Schweißdrüsen vom Tastballen von Didelphys virginiana. *Ep* Epidermis. *a* Ausführgang der Drüse. *s* Drüsenschlauch, dessen Windungen theilweise auf dem Durchschnitte sichtbar sind. *m* Muskelzellenbelag.

Die einfachste Form, durch einen nur kurzen Schlauch dargestellt (Fig. 39 *gl*), zeigt diesen vom viel engeren Ausführgange scharf abgesetzt. In anderen Fällen ist der Schlauch verlängert und dann in der Regel mit leichten Krümmungen (Chiropteren, Ornithorhynchus) versehen (Fig. 38). Diese vermehren sich bei größerer Länge des Schlauches (Wiederkäuer) und lassen bei fernerer Längezunahme ein *Knäuel* entstehen, aus welchem sich der Ausführgang fortsetzt. Der Knäuel besteht in seiner einfacheren Form nur aus wenigen losen Windungen und ist in die Länge gestreckt (Carnivoren). Mit reicheren Windungen senkt er sich dann meist tiefer in die Lederhaut ein, und kann auch in das Unterhautbindegewebe zu liegen kommen, wobei dann der Ausführgang einen langen wenig gewundenen Canal bildet. Auch Theilungen des Drüsenschlauches kommen vor.

Solche Drüsen werden als *Gl. glomiformes*, Knäueldrüsen, unterschieden. Sie gehen aber von jenen einfacheren Zuständen aus, die uns die Ableitung von den Drüsen der Amphibien gestatteten, zumal auch bei diesen gestrecktere Formen zur Unterscheidung kamen. Die verbreitetsten dieser Schlauchdrüsen sind als *Schweißdrüsen* (*Gl. sudoriparae*) bekannt, mit bedeutenden Verschiedenheiten in dem Verhalten des Schlauches, oder auch des bei größerer Länge von ihm gebildeten Knäuels. Auch der Ausführgang macht zuweilen Windungen, und da wo er in die Epidermis tritt, setzt sich sein Lumen in einer diese durchziehenden Spiraltour fort, zur äußeren Mündung (Fig. 38).

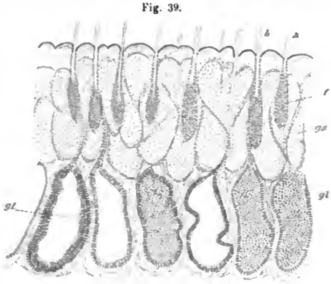
Die Verbindung der Schweißdrüsen mit Haarbälgen wird durch das Vorkommen auch an haarlosen Stellen als etwas Nebensächliches dargethan. Meist ist einem Haarbalge nur eine einzige Drüse zugetheilt, doch können es auch deren mehrere sein. Bei vielen Säugethieren kommen sie nur an beschränkten Regionen des Körpers vor. An einzelnen Localitäten finden sie sich in bedeutenderer Ausbildung und liefern Secrete sehr mannigfaltiger Art, die sich im Allgemeinen durch Riechstoffe auszeichnen.

Wie diese Organe einerseits durch die Ausscheidung von Stoffwechselproducten dem Organismus im Allgemeinen wichtig werden, so sind sie es nicht minder durch jene Riechstoffe, in welchen ein in dem Verkehre der Säugethiere unter einander bedeutungsvoller Factor besteht. Die Ausbildung des Riechorgans der Säugethiere (s. dieses) steht damit in innigem Connex.

Das Secret ähnlicher Drüsen ist in vielen Fällen von jenem der Schweißdrüsen verschieden, so dass von diesem Gesichtspunkte aus eine Reihe different fungirender Drüsenbildungen sich hier anschließen, die eigentlich nur beim Menschen bis jetzt genauere Prüfung fanden (Gl. ceruminiferae, Gl. circumanales, Moll'sche Drüsen).

Das Vorkommen der Schweißdrüsen ist am häufigsten an den haarlosen Flächen von Hand und Fuß beobachtet, während sie an den behaarten Regionen fehlen können, wie sie denn auch beim Menschen an Handteller und Fußsohle am entwickeltsten sind. So werden sie bei den Murinen, so weit bekannt, an der behaarten Haut vermisst, finden sich dagegen an den Sohlflächen, ebenso bei Hystrix. Vollständig gehen sie den Cetaceen ab, auch beim Maulwurf und manchen anderen sind sie vermisst worden. Bei Lepus kommen rudimentäre Schweißdrüsen am behaarten Theile der Lippen vor. Sorex besitzt nur eine Reihe sehr großer Drüsen an der Seite des Körpers (Seitendrüsen).

Fig. 39.



Durchschnitt durch die Haut des Gesichts bei Rhinolophus. *h* Haare. *f* Haarbälge. *gs* Talgdrüsen. *gl* »Schweißdrüsen«, zum Theil im Durchschnitte. Ihr Ausführgang ist zwischen den Talgdrüsen gegen die Epidermis verfolgbar.

Wie die eben erwähnten Seitendrüsen an Sorex, so bestehen solche mächtiger ausgebildete Schweißdrüsen bei anderen Säugethieren an einzelnen Örtlichkeiten. So bilden sie bei Cervus eine continuirliche Schicht am Schwanze (Leydig). 2—4 Einstülpungen des Integuments an der Hinterseite der Handwurzel des Schweines nehmen die Mündungen größerer Schweißdrüsen auf und dienen so als besondere Apparate.

Solche nur zum Theil aus Knäneldrüsen aufgebaute Drüsenapparate finden sich in großer Verbreitung. Wir führen von solchen Einrichtungen nur einige Beispiele auf.

Ein meist den Talgdrüsen zugetheilter Drüsencomplex findet sich seitlich am Kopfe der Fledermäuse. Unterhalb einer allerdings reichen Talgdrüsenschicht besteht eine continuirliche Lage relativ großer, einfacher Schläuche, deren lange Ausführgänge die erstgenannte Schicht durchsetzen. Die oval gestalteten Schläuche sind mit einem sehr weiten Lumen (Fig. 39) versehen und besitzen hier und da Andeutung einer Windung. Ihr Secret ist unbekannt. Dass sie Modificationen der auch sonst einfachen Schweißdrüsen sind, wird auch durch Übergangszustände an den benachbarten Hautstellen dargethan. Für uns ist von Wichtigkeit, dass sich hier an den sogenannten Schweißdrüsen die primitive Form erhalten hat.

Beiderlei Drüsenarten bilden bei manchen Säugethieren besondere Organe unter Betheiligung von Strecken des Integuments. Indem dieses eine schlauchförmige Einstülpung bildet, münden in diese die Drüsen aus, wobei deren wahrscheinlich modificirte Secrete sich mischen. Solche Organe bestehen im *Klauenschlauch* vieler Wiederkäuer, welcher zwischen den beiden Zehen ausmündet, beim Schaf sehr entwickelt ist. Auch die sogenannten *Thränenfollikel* der Wiederkäuer gehören hierher als Schläuche, in welche Drüsen einmünden. Sie liegen unterhalb der Orbita in Vertiefungen der Thränenbeine und öffnen sich durch eine Längsspalte nach außen. Hirsche, Antilopen und Schafe besitzen sie ausgebildet. Bei Lepus nehmen Hauttaschen in der Inguinalgegend, gegen das Praeputium sich erstreckend (*Inguinaldrüsen*), gleichfalls beiderlei Drüsen auf. Auch manchen Antilopen kommen Drüsentaschen in der Leistengegend zu, die wir jedoch bei den Mammarorganen besprechen.

Von anderen Drüsen, deren Beziehung auf eine der beiden Hauptformen noch nicht klargestellt ist, besteht eine große Anzahl an den verschiedensten Körperregionen. So mündet in der Nähe des äußeren Ohres bei Lemnus norwegicus eine Drüse aus, zwischen Ohr und Auge die sogenannte Schläfendrüse des Elephanten, an der Wange eine Drüse bei Arctomys, am Unterkiefer mehrere bei Moschus javanicus. Bei Myogale moschata und Macroscelides Rozati münden Drüsen zwischen den Schuppen der Schwanzwurzel. Einige tropische Fledermäuse (Cheiromeles) besitzen besondere Drüsen an der Seite der Brust. Rhinoceros besitzt Schläuche mit drüsiger Wandung an der Hinterseite der Füße zwischen Metacarpus und Carpus, Metatarsus und Tarsus.

Endlich dürfte die beim männlichen Ornithorhynchus im »Sporn« der Hintergliedmaße mündende Drüse zu erwähnen sein. Sie liegt mit ihrem Körper dem Oberschenkel an, zum Theil zwischen Hüftmuskeln, und entsendet einen langen Ausführgang zum Tarsus, wo der Gang sich erweitert und dann enger sich in den Sporn fortsetzt. Der Drüsenkörper besteht aus Schläuchen, welche zeitweise sich mit Ausbuchtungen des Lumens versehen und dann ein giftiges Secret liefern. (J. Martin u. Fr. Tidswell, Proceed. Linn. Soc. of N. S. Wales. Sec. ser. Vol. IX.) Die Drüse scheint von Schweißdrüsen abzuleiten zu sein, in denen das Epithel durch bedeutende Vermehrung jene Veränderungen des Lumens hervorgehen lässt, während die Tunica propria sich nicht daran betheiligt. Wenn die letztere Drüse vielleicht bei der Zuchtwahl eine Rolle spielt, so kommt den anderen, welche größtentheils Riechstoffe liefern, wohl eine mannigfaltigere Bedeutung zu, die nur theilweise im Geschlechtsleben begründet ist.

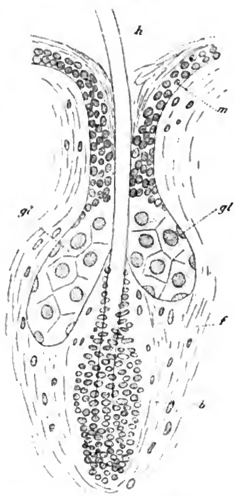
Da die Haut der Säugethiere bezüglich des Drüsenapparates im Ganzen noch wenig durchforscht ist, besonders hinsichtlich der Verbreitung desselben an verschiedenen Localitäten, so dürfte hier noch ein reiches Feld zu finden sein.

Außer den in verschiedenen Monographien sich findenden Angaben sind besonders Leydig's umfassende Mittheilungen (Arch. f. Anat. u. Phys. 1859) hervorzuheben.

§ 57.

Die zweite, bei den Säugethieren im Integumente verbreitete Drüsenform ist nicht von niederen Zuständen als ererbte zu betrachten, da wir dort keine auf sie beziehbaren Einrichtungen verbreitet finden. Es sind Schläuche ohne den für die andere Art als typisch in Anspruch genommenen Muskelbelag. In der überwiegenden Mehrzahl nehmen sie auch nur mittelbar ihre Ontogenese aus der Haut, vielmehr bilden sie sich mit und aus der Anlage der Haare, aus deren Follikel, so dass wir sie *mit der Behaarung aufs engste verknüpft* finden. Wir dürfen sie demgemäß auch phylogenetisch als *mit der Behaarung entstanden* beurtheilen, in deren Dienste sie stehen. Ihr Secret ist eine Fettsubstanz, der Hauttalg, nach welchem sie *Talgdrüsen* (*Gl. sebaceae*) heißen. In Erwägung, dass in der Epidermis der Säugethiere eine die unterste Lage des Stratum corneum bildende Schicht besteht, in deren Zellen es zur Entstehung einer Fettsubstanz kommt (*Eleidinschicht*) (S. 96), so werden wir bei der Phylogenese der Talgdrüsen eine locale Weiterentfaltung jenes selben Processes annehmen dürfen. Eine Stufe dazu ist sogar ontogenetisch erkennbar, indem an der Stelle, an welcher die Talgdrüsen entstehen, in der Anlage der Haarbälge Fetttröpfchen zur Beobachtung kamen (GOETTE).

Fig. 40.



Haarbalg mit Haar von Mus musculus. *h* Haar. *f* Follikel. *m* Malpighi'sche Schicht. *b* Bulbus. *gl* Talgdrüsen.

Dass hieran die Eleidinschicht direct sich betheiligt, ist wahrscheinlich, jedenfalls kommt in einer Schicht der Epidermis der Säuger eine Fettproduction vor. Wenn diese in der Eleidinschicht in einer besonderen und ganz bestimmten Lage zu Stande kommt, so ergiebt sich daraus nur, dass ihre Beziehung in einer anderen Richtung liegt, die mit dem Verhornungsprocess in Zusammenhang steht, während bei der Entstehung der Talgdrüsen dieselbe Erscheinung eine andere Bedeutung gewann. Aus diesem anderen functionellen Werthe des in seinen chemisch-physiologischen Factoren gleichen Vorganges versteht sich auch die bedeutendere Betheiligung der epidermoidalen Auskleidung des Haarbalghalses an der Talgdrüsenbildung, indem hier nicht bloß eine einzelne, wenn auch mehrzellige Schicht, sondern die Gesammtheit der Epidermisanlage in die Anlage der Drüse übergeht.

Im einfachsten Zustande dieser Drüsenbildung besteht dieselbe nur aus relativ wenigen Zellen, welche dabei eine bedeutende Vergrößerung zeigen (Fig. 40). Diese Elemente bilden dann eine nur geringe Ausbuchtung des Haarbalges, welchen

die Drüse bei voluminöserer Entfaltung überschreitet, resp. denselben mit ausstülpt. Bei größerem Umfange kommen an jeder Drüse selbst wieder Ausbuchtungen zu Stande, durch welche sie eine gelappte Beschaffenheit gewinnt. Der Drüsenschlauch erscheint dann mit Alveolen verschiedenen Umfanges unregelmäßig besetzt, und repräsentirt damit eine *alveoläre Drüse*. Wie schon im niedersten Zustande der Drüse (Fig. 40) füllt das Epithel mehrschichtig den Schlauch aus, nur die äußerste Schicht erhält sich dann in indifferentem Zustande, während die folgenden nach innen hin in ein Secret sich umwandeln, welches dann auch das Lumen erfüllen kann. Da diese Talgdrüsen aus einer mit dem Haarbalge gemeinsamen Anlage entstehen, sind sie mit demselben in functioneller Verbindung und münden in den Hals derselben aus. Dadurch gelangt das Secret unmittelbar an die Oberfläche des Haares und liefert ihm einen schützenden Überzug.

Seltener sind diese Drüsen nur einfach oder zu zweien oder dreien am Haarbalge vorhanden, meist sind sie zu mehreren einem Haarbalge zugetheilt und oftmals finden sie sich in rosettenförmiger Gruppirung um denselben. In ihrem Umfange sind sie sehr verschieden, bald unansehnlich mit einigen acinusartigen Buchtungen versehen, bald mit zahlreichen und großen Alveolen besetzt. Im letzteren Falle kann der Haarbalg wie ein Anhang der Drüse sich darstellen (vergl. Fig. 40). Die Talgdrüsen stehen also keineswegs in proportionalem Verhalten zur Stärke des Haares. Zuweilen fehlen sie. Bei Tasthaaren überschreiten sie die Grenze des allerdings vergrößerten Haarbalges nicht, und auch bei den Stacheln finden sie sich von nur geringem Umfange. An manchen Örtlichkeiten kommt ihnen eine bedeutende Ausbildung zu, und mancherlei aus Häufungen von Drüsen bestehende Gebilde bei verschiedenen Säugethieren sind wohl gleichfalls aus Talgdrüsen hervorgegangen.

Man rechnet hierzu die »Violdrüse« am Rücken der Schwanzwurzel des Fuchses und Wolfes. Auch combinirte Apparate, wie oben (Fig. 39) bei der Gesichtsdrüse der Fledermäuse angeführt, besitzen einen Antheil von Talgdrüsen. Zu solchen Gebilden ist auch die »Brunstdrüse« der Antilopen, ein Hautwulst am Kopfe, zu nennen.

Auch die Tyson'schen Drüsen am Präputium sind modificirte Talgdrüsen. Sie besitzen bei Nagern (Murinen) einen bedeutenden Umfang. Bei Bradypus werden Talgdrüsen vermisst. Wenn hier, wie auch an manchen anderen von Talgdrüsen abzuleitenden Drüsen ein Zusammenhang mit Haaren nicht besteht, die Ontogenese der Drüsen somit nicht mit dem oben Bemerkten im Einklang sich zu finden scheint, so ist daran zu erinnern, dass jene Fälle die Ausnahme bilden, und dass, wie in vielen anderen mit einander verknüpften Einrichtungen die eine verschwinden kann, während die andere sich forterhält, ja sogar sich weiter entfaltet. Wir dürfen sonach auch für solche Talgdrüsen, die allerdings als seltene Vorkommnisse an haarlosen Stellen des Integuments bestehen, die einstmalige Verbindung mit Haarfollikeln annehmen.

Über die Talgdrüsen der Säugethiere s. LEYDIG, l. s. c., auch dessen Histologie. Bezüglich mancher besonderer Drüsen s. OWEN, Comp. Anat. of Vert. Vol. III. S. 632. Die meisten dieser Apparate bedürfen noch der genaueren Untersuchung.

Mammarorgane.

§ 58.

Der Apparat der Hautdrüsen der Säugethiere, den wir bereits in mannigfaltiger Function sahen, empfängt durch seine Verwendung zur Brutpflege einen noch höheren Grad der Bedeutung. An bestimmten Localitäten, der Ventralfläche des Rumpfes, bilden sich einzelne Drüsengruppen mächtiger aus und liefern mit ihrem Secrete dem geborenen Jungen die erste Nahrung, während sich aus dem benachbarten Integumente ein Schutzorgan für das Junge gestaltet.

Die vom Organismus der Säugethiere erreichte höhere Stufe hat zum nicht geringen Theile diese dem sich entwickelnden Jungen gebotenen Einrichtungen zur Voraussetzung. Durch sie wird nicht bloß die in den untersten Abtheilungen zwar noch vorhandene, aber in Vergleichung mit den Vögeln doch nur geringe Dottermenge, das Nährmaterial des Embryo, compensirt, sondern auch die Sicherung einer längeren Entwickelungsdauer gewährleistet.

Die *Monotremen* bieten die einfachsten Verhältnisse. In der Bauchgegend befindet sich jederseits eine Localität, an welcher bei spärlicherer Behaarung als an der Nachbarschaft eine große Anzahl von Drüsen zur Mündung kommt. Diese Hautfläche, die ich als *Drüsenfeld* bezeichnete, besitzt auch eine sehr ausgebildete glatte Muskulatur. Die einzelnen Drüsen münden mit den Haarbälgen aus. Sämmtliche Drüsen bilden eine zusammengeschlossene, gelappte Masse. Der Bau der Drüsen zeigt lange, dichotomisch verzweigte Schläuche, *welche wie die Schweißdrüsen dem Epithel angeschlossene glatte Muskulatur besitzen.* Die Drüsen gehören demzufolge der bei den Amphibien beginnenden Organreihe an. Da auch nebenbei mit den Haaren verbundene Talgdrüsen vorkommen, werden diese als am Apparate nicht direct betheiligt zu gelten haben.

Wie die Mammardrüsen der ältesten Säugethiere zur Ausbildung gelangten, ist gewiss in außerhalb der Drüsen gelegenen Verhältnissen zu suchen, von welchen wohl zuerst an das Junge gedacht werden darf. Dabei ist aber nicht zu übersehen, dass es sich um eierlegende Thiere handelt, und dass Einrichtungen, welche zuerst das Ei, dann auch das aus diesem entwickelte Junge an jener Örtlichkeit erhalten, nothwendige Voraussetzungen sind. Diese Organisation bietet sich bei *Echidna*. Eine jederseits sich erhebende Hautfalte, in welche ein Hautmuskel eintritt, durch den die Falte wahrscheinlich entstand, stellt mit der anderseitigen eine Tasche vor, welche beide Drüsenfelder umfasst. Die Existenz dieses beginnenden Beutels (*Marsupium*) lässt verstehen, wie das Ei darin Schutz und Unterkunft fand, und eben so später das Junge, und wie unter diesem Einflusse zunächst die erste Entfaltung des Drüsenapparates zu Stande gekommen sein muss.

Wir sehen somit jene zur Marsupiumbildung führende Faltung des Integuments als das Primäre an, woran erst secundär die Entstehung des Drüsenfeldes sich knüpft. Wenn das letztere bei Ornithorhynchus ohne Andeutung eines Marsupiums besteht, so wird daraus eher ein sehr veränderter Zustand zu folgern sein, als ein ursprünglicher, für den wir Echidna in Anspruch nehmen müssen. Ein

absolut entscheidendes Urtheil über diese Fragen kann jedoch mit den bisher bekannten Thatsachen nicht gefällt werden.

Wie die glatte Muskulatur der Haut des Drüsenfeldes, von den Ausführgängen der Drüsen durchsetzt, auf diese Einfluss haben wird, so steht der gesammte Drüsencomplex unter der Wirkung des großen Hautmuskels, welcher die Drüsen bedeckt.

In der Nachbarschaft des Drüsenfeldes sind die Schweißdrüsen vergrößert, auch finden sich da recht ansehnliche Talgdrüsen vor (Echidna setosa), welche am Drüsenfeld selbst ein viel geringeres Volum besitzen.

Die Qualität des Secretes dieser Mammardrüsen ist noch unbekannt; dass wir es auf Grund der Abstammung der Drüsen von Schweißdrüsen nicht gleichfalls für »Schweiß« zu halten brauchen, lehrt die Verschiedenartigkeit, welche das Secret vieler anderer nach jenem Typus gebauter Drüsen darbietet. R. Owen, Philos. Transact. 1832, 1865. Gegenbaur, Zur Kenntnis der Mammarorgane der Monotremen. Leipzig 1886. Haacke, Proceed. Roy. Soc. 1885. Biolog. Centralbl. Bd. VIII. Nr. 1. G. Ruge, Die Hautmuskulatur der Monotremen. in: Semon's zoolog. Forschungsreisen. Jena 1895. H. Klaatsch, Studien zur Gesch. der Mammarorgane. Ibidem.

§ 59.

Bei den übrigen Säugethieren bilden zwar ähnliche, aber doch in einem wichtigen Punkte verschiedene Verhältnisse den Ausgangspunkt. Die Drüsen des Mammarapparates werden, so weit diese Verhältnisse bis jetzt bekannt sind, nicht mehr durch tubulöse Drüsen, sondern von solchen gebildet, welche einen acinösen oder alveolären Bau besitzen. Ihr Secret ist Milch, daher wir die Drüsen jetzt *Milchdrüsen* nennen. Jene charakteristische Schicht glatter Muskelzellen ist bis jetzt überall vermisst worden. Es sind dieselben Drüsen, welche als *Talgdrüsen* mit den Haarbälgen in Verbindung stehen.

Der erste ontogenetische Zustand, in welchem diese Organe auftreten, bietet auch nicht mehr ein mit dem benachbarten Integumente in gleicher Ebene liegendes Drüsenfeld, sondern es erscheint als eine Einsenkung des Integuments, als eine Einstülpung, deren Wand noch mit Haaranlagen besetzt ist, wie die benachbarte Haut. Dies trifft sich bei manchen Beutelthieren (Phalangista, Perameles, Myrmecobius), wo sich auch die Hornschicht der Epidermis in die Vertiefung erstreckt. Von dem Grunde dieser Einsenkung entfalten sich die Drüsen in das umgebende Gewebe, und ebenda findet sich eine Schicht glatter Muskulatur. Diese entspricht der Ausdehnung des Drüsenfeldes, welches von einem Cutiswall umgeben, in die Tiefe einer Grube verlegt ist, die *Mammartasche*. Die Entstehung derselben durch Einsenkung des Drüsenfeldes lässt annehmen, dass damit eine gewisse Function verbunden war, dass die Tasche zur Bergung des Jungen wenigstens so lange diente, bis das letztere eine gewisse Größe erlangt hatte. Jene Einsenkung, welche die Mammartasche hervorgehen lässt, wird aber durch eine Wucherung der Malp. Schicht angelegt und erst später erfolgt die Sonderung des Stratum corneum, welche mit dem Auftreten eines Lumens, eben der Tasche, sich verknüpft. Die Mammartasche der Beutelthiere bietet also ontogenetisch nicht mehr denselben primitiven Zustand wie bei Monotremen, aber sie lässt ihn in den

oben gemeldeten Befunden deutlich genug wahrnehmen, und führt zugleich zur Verknüpfung mit den Monotremen.

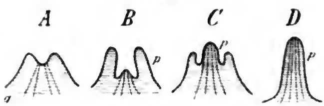
Bei Echidna liegt das Drüsenfeld in einer seitlichen, lateral von der eben erwähnten Hautfalte begrenzten Vertiefung, so dass man, die letztere mitrechnend, schon hier von einer Mammartasche sprechen kann (OWEN). Aber diese steht in Connex mit jener Falte, in welcher wir den Anfang des *Marsupiums* zu erkennen haben, welches die Beutelthiere charakterisirt. *Mammartasche und Marsupium zeigen somit einen gemeinsamen Ausgangspunkt. Sie sind bei Monotremen noch einheitlich* (Echidna), *während die Marsupialier sie gesondert besitzen. Die Mammartasche tritt dabei in ihrer ursprünglichen Bedeutung zurück, und ihre Function übernimmt das Marsupium.* Es ist nicht unwahrscheinlich, dass dieser Vorgang mit einer Vermehrung der Brut im Zusammenhange steht.

Mit der Entstehung der Mammartasche erhebt sich zugleich der Hautwall, welcher die Öffnung der Tasche umzieht. In der Tasche nimmt der die Haare begleitende Drüsenapparat eine verschiedenartige Entwickelung; während die an den Seitenwänden der Tasche befindlichen Drüsenanlagen keine besondere Ausbildung erfahren, kommt eine solche den im Grunde der Tasche mündenden Drüsen zu. Sie gestalten sich zu den Milchdrüsen.

Die Mammartasche hat also als solche ihre Function wenigstens bei den lebenden Beutelthieren aufgegeben, die allgemeine Wiederkehr bei der Anlage bezeugt aber ihre fundamentale Bedeutung.

Von ihrem Grunde geht eine neue Bildung aus. Hier kommen die Milchdrüsen zur Mündung, hier ist also die Stelle, wo das Junge Nahrung empfängt. Diese Stelle erhebt sich und bildet eine Papille, die *Zitze*, deren Spitze die Drüsenmündungen begreift. Die Entstehung der Papille ist phylogenetisch vom Saugen des Jungen abzuleiten, welches mit seinem Munde jene Hautstelle im Grunde der Tasche erfasst, und sie in der Wiederholung des Vorganges zur Papille sich gestalten lässt. Ontogenetisch ist der Process der Papillenbildung, so weit bis jetzt bekannt, zusammengezogen und der erste Zustand entsteht durch Wachsthum. *Aber dem saugenden Jungen kommt immer noch ein Antheil an der Bildung der Papille zu*, indem sich dieselbe beim Säugegeschäft vergrößert. Sie wird dabei von der Mammartasche derart hervorgezogen, dass letztere sich mit ausstülpt, und die Zitze dadurch verlängern hilft (Halmaturus). Nach beendeter Lactation tritt die Zitze wieder in die Mammartasche zurück. Die Zahl der Papillen, und damit auch der angelegten Mammartaschen, sowie deren Anordnung im Marsupium ist schon bei den Beutelthieren eine recht verschiedene, wie auch das Marsupium selbst verschiedene Formen und Stufen seiner Umbildung zeigt.

Fig. 41.



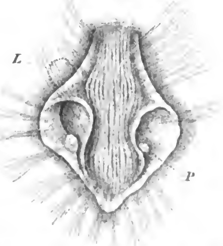
Schematische Figuren zur Darstellung verschiedener Stadien der Papillenbildung.

Mit der Entstehung des Marsupiums wird, wie schon bei Echidna, ein Theil

der Function der Mammartasche von ihm übernommen. Es wird mit Muskulatur ausgestattet, die es durch einen in es sich erstreckenden Hautmuskel empfängt, und die einen Schließmuskel (*Sphincter marsupii*) bildet. Der Beutel lässt in seinem Schutze die an den Zitzen festgesaugten Jungen in der größeren Räumlichkeit zu bedeutenderem Umfange gedeihen. So gelangt eine höherstehende Einrichtung zur Bedeutung und *die nutritorische und protective Function der Mammartasche empfängt auch eine locale Sonderung, indem die erstere an die Zitze, die letztere an den Beutel sich knüpft.*

Die Zahl der sich bildenden Mammartaschen, also auch der *Zitzen* im Beutel, ist Verschiedenheiten unterworfen. Die meisten Beutelthiere besitzen deren vier, zwei auf jeder Seite, und davon scheint das vordere Paar in häufigerem Gebrauche zu stehen (Halmaturus), sechs jederseits und eins in der Mitte kommen bei Didelphys (D. virginiana) vor, acht bei Myrmecobius, von welchem auch fünf angegeben sind. Die Zahl scheint somit, wenn sie sich höher beläuft, keine ganz bestimmte; Dasyurus viverrinus besitzt sechs Zitzen, Perameles deren acht, welche im Kreise stehen, wobei zwei davon in die Medianlinie fallen. Bilateral stehen sie bei Didelphys opossum, während andere Arten (D. virginiana und dorsigera) sie wieder kreisförmig zeigen, mit einer Zitze in der Mitte, aber von den anderen ringsum keine in medianer Lage. Von vier bei Phalangista vulpina angelegten Mammartaschen (KATZ) scheinen nur zwei zur Ausbildung zu gelangen, da nur so viel beim erwachsenen Thiere bestehen. Auch der Beutel ist rudimentär (Fig. 42).

Fig. 42.



Marsupium und Mammartaschen von Phalangista vulpina. 1/1. *P* Papillen, aus den Mammartaschen vorragend. *L* Grenze der Ausdehnung der rechten Tasche. (Nach H. KLAATSCH.)

Der *Beutel* hat seine Öffnung bei den meisten nach vorn gekehrt. Bei Thylacinus fast in der Mitte, aber näher der hinteren Grenze, und bei Perameles und Choeropus ist die Öffnung nach hinten gerichtet. Die Lage der Mündung des Beutels scheint mit der Lebensweise des Thieres, vor Allem mit dessen Haltung in Connex zu stehen. Die Weite des Beutels bietet gleichfalls Verschiedenheiten. Rudimentär ist er bei Didelphys dorsigera. Dies leitet sich von der größeren Reife ab, welche die Embryonen bereits im Uterus erlangen. Gänzlich fehlt er bei Myrmecobius, bei welchem der dennoch vorhandene Schließmuskel (LECHE) dafür spricht, dass auch bei dessen Voreltern ein ausgebildetes Marsupium bestand.

Es kommt also schon bei den Beutelthieren zu einer Reduction des Organs, welchem sonst in dieser Abtheilung eine bedeutende Rolle zu Theil geworden ist. Durch beiderseits nach hinten gehende Aussackungen des Marsupiums kommt demselben eine mehr oder minder entfaltete mediane Scheidewand zu (Belidens, Acrobata).

Außer dem Sphincter marsupii ist noch ein anderer Muskel am Gesammtapparate betheiligt. Die unterste vom Ilium entspringende Portion des M. transversus abdominis tritt als ein bedeutender Strang seitlich vom Epipubis, um dessen distales Ende wie um eine Rolle herum in schräg medialer Richtung, und durchsetzt dabei den den Leistencanal repräsentirenden Raum. Das Ende ist theils an den Mammardrüsen in Vertheilung zu treffen, theils geht es in den anderseitigen über. Die Wirkung dieses beim männlichen Geschlechte den M. cremaster vorstellenden Muskels ist nicht völlig aufgeklärt. Man hat sie als eine auf die Drüsen gerichtete

dargestellt, was bei einer Insertion der Muskelbündel in der Hautdecke der Drüsen der Fall sein könnte. Jedenfalls kommt bei der Muskelwirkung auch dem Epipubis eine Function zu, indem es durch seine verschiedene Stellung den Muskelzug beeinflusst. Durch diese Einrichtung würde dem bei der Geburt noch wenig zum Saugen befähigten Jungen die Milch durch mütterliche Action zugeführt.

Über den Mammarapparat der Marsupialier s. OWEN. Philos. Transact. 1834, und dessen Comp. Anatomy. Vol. III. MORGAN, Transact. Linn. Soc. Vol. XVI. GEGENBAUR, Morphol. Jahrb. Bd. I. KLAATSCH, H., ibidem. Bd. IX. S. 225. Bd. XVII. S. 483. An letzterem Orte die Entstehung des Marsupiums aus der Mammartasche. Neues über Mammartaschen, ibidem. Bd. XX. KATZ, G., Zur Kenntnis der Bauchdecke und der mit ihr verknüpften Organe bei den Beutelthieren. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XXXVI. LECHE, W., Mammarorgane und Mars. bei einigen Beutelthieren, bes. bei Myrmecobius. Biolog. Föreningens Förhandl. Bd. I. 1888. KLAATSCH, Über Mammartaschen bei erwachsenen Hufthieren. Morphol. Jahrb. Bd. XVIII.

§ 60.

Die vollständigere Ausbildung der Jungen während des Aufenthaltes im Uterus, wo sie auf directere Art vom mütterlichen Organismus ernährt werden, hat für die monodelphen Säugethiere zunächst die Folge, dass das Marsupium nicht mehr zur Entwickelung gelangt. Daraus ergiebt sich für die Mammarorgane ein Ende der Beschränkung ihres Vorkommens in der unteren Bauchregion, an welcher sie durch den Beutel zusammengefasst waren. Sie vertheilen sich jetzt über eine größere Strecke der Ventralseite des Rumpfes, auch über die Brustregion und daraus entspringt eine große Mannigfaltigkeit der Disposition, je nachdem die Organe an diesem oder jenem Theile in verschiedener Zahl sich ausbilden oder verschwunden sind.

Die Mammartasche tritt im Verlaufe der Ontogenese auf, auch die Andeutungen eines Marsupiums bestehen ebenfalls nur vorübergehend.

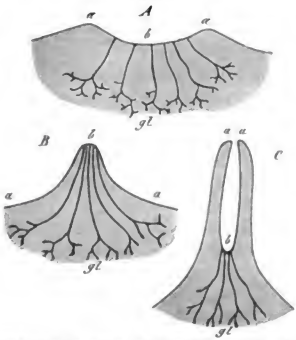
Bei verschiedenen Monodelphen (Talpa, Lepus, Sus) findet die erste Anlage der Mammarorgane in einer epithelialen Leiste statt (Milchlinie, O. SCHULTZE), welche in der seitlichen Bauchregion sich so weit erstreckt, als die genannten Organe sich verbreiten. Diese nach völliger Sonderung der letzteren wieder verschwindende Leiste ergiebt sich als die Spur eines Marsupiums, welches, im Zusammenhange mit Mammartaschen, resp. deren Anlagen stehend, den primitiven Zustand recapitulirt. Auch darin liegt eine Recapitulation, dass die Sonderung der einzelnen Mammarorgane auf der Leiste entsteht, und damit den Antheil des Cutiswalles an der Marsupiumbildung nicht mehr getrennt bietet, wie sich ja die gesammte Bildung auf die Betheiligung der Epidermis eingeschränkt hat.

In der Gestaltung der äußeren Verhältnisse, wie sie in den Zitzen und deren Umgebung sich aussprechen, ergeben sich mancherlei verschiedene Befunde, die aber alle an die Mammartasche sich anknüpfen lassen, in deren Ausdehnung die eben beschriebene Schicht glatter Muskulatur sich forterhält.

Der engere Anschluss an die Beutelthiere findet sich bei Nagern (Mus). Eine von einem Cutiswall umzogene Mammartasche lässt von ihrem Grunde eine Zitze entspringen, auf der aber nur eine einzige Drüse ausmündet. Mit der Lactation

wird die Zitze dadurch verlängert, dass die Innenwand der Mammartasche sich mit ausstülpt. In einer zweiten Form (Prosimier und Primaten) legt sich die Mammartasche gleichfalls, wenn auch seichter an und lässt von ihrem Grunde die Papille mit den Mündungen der Milchdrüsen sich erheben. Der unterhalb der Papille befindliche Theil der Mammartasche flacht sich ab und stellt die *Areola mammae* vor, eine haarlose Zone der Haut, welche in dem Besitz glatter Muskulatur ein Merkmal des ursprünglichen Verhaltens beibehält. Eine dritte Form besteht (Carnivoren) in Erhebung der Cutis, welche die Mammartasche trägt, während das Drüsenfeld, allmählich einen geringeren Umfang einnehmend, auf die Höhe jener Erhebung kommt, welche sich so zu einer Zitze gestaltet (Fig. 43 *B*). Die Mammartasche wird also hier reducirt, während sie in den vorher angeführten Formen entweder als Zitzenscheide oder als Areola sich erhalten hatte.

Fig. 43.



Schematische Darstellung der Zitzenbildungen auf senkrechten Schichten. *A* indifferenter Zustand bei ebenem Drüsenfelde. *B* Erhebung des Drüsenfeldes zur Zitze. *C* Erhebung des Drüsenfeldwalles zur Pseudozitze. *a* Wall des Drüsenfeldes. *b* Drüsenfeld. *gl* Drüsen.

Endlich ist ein vierter Befund (Ungulaten, Wiederkäuer) vorhanden. Hier bildet sich nicht nur der Cutiswall zu einer bedeutenden Erhebung, der Zitze, aus, sondern auch die Mammartasche bleibt als tiefe aber enge Einsenkung in ersterem fortbestehen und stellt den sogenannten Strichcanal vor, in dessen Grund die Milchdrüsen münden (Fig. 43 *C*). *Die Zitze ist also in den verschiedenen Abtheilungen ein morphologisch sehr verschiedenwerthiges Gebilde*, wie ich das schon vor langer Zeit darlegte. Zu den beiden damals von mir aufgestellten Typen hat die Folgezeit Zwischenstufen kennen gelehrt. Aber das Verhalten der Mammartasche und des in derselben gegebenen Drüsenfeldes beherrscht alle jene Bildungen und lässt sie als Modificationen erscheinen.

Diese Grundzüge des äußeren Mammarapparates erfahren in den einzelnen Abtheilungen manche Modificationen. So bestehen bei den Nagern auch solche Befunde, die sich enger an die der Carnivoren anschließen. Unter den Ungulaten nehmen die Schweine eine niedere Stufe ein, in so fern die Mammartasche sich wenig tief anlegt, und so wie bei Carnivoren an die Spitze der Papille zu liegen kommt. Bei Equus scheinen je zwei Zitzen zu einer vereinigt zu sein.

Die Zahl der einzelnen Milchdrüsen, welche in je einem Apparate zur Ausbildnng gelangen, ist gleichfalls vielen Verschiedenheiten unterworfen. Eine bei Mäusen, 1—2 bei Talpa, 2 bei Sorex, 2—3 bei Sus, bis zu 10—15 bei den Primaten. Es ist beachtenswerth, dass in den Fällen einer Reduction der Zahl der einzelnen Drüsen zuweilen eine größere Anzahl in der Anlage zur Beobachtung kommt.

Die *Zahl der Zitzen* und damit der einzelnen Apparate ist eben so großen Verschiedenheiten unterworfen als ihre Anordnung, von der jene am Abdomen gewiss als das primitivere Verhalten zu gelten hat. Selbst innerhalb der einzelnen Abtheilungen schwankt Zahl und Lage bedeutend. Unter den Insectivoren sind bei Sorex und Talpa 6—8 Zitzen vorhanden, bei Erinaceus 10, Centetes 14—22. Unter den Nagern besitzt Cavia cobaya zwei inguinale, Echiomys ebenfalls zwei, aber weiter nach vorn, Coelogenys wie die Hystriciden 2—3 Paare, Dipus 3 Paare, 4 Paare Sciurus, meist 4—5 Paare die Murinen. Bei Hypudaeus sind zwei pectorale Paare von zwei inguinalen durch einen ansehnlichen Zwischenraum getrennt. Von Edentaten besitzt Dasypus 2 pectorale und 2 inguinale Zitzen, von denen nur die ersteren bei Bradypus und Myrmecophaga (M. jubata) bestehen. Auch bei Manis kommen nur zwei pectorale Zitzen vor, welche jedoch, lateral gerückt, in der Achselhöhle stehen. Sie repräsentiren jedoch Zitzenscheiden (Mammartaschen), da von ihnen die eigentliche Zitze umschlossen wird (M. Weber). Ob die letztere beim Säugen zur Entfaltung gelangt, ist nicht ermittelt. Unter den Carnivoren besitzen die Caniden in der Regel 8 Zitzen, daran schließt sich Ailurus an, den Feliden kommen sechs zu, eben so Nasua, Meles, Procyon und Ursus, bei denen zwei eine pectorale Lage haben; 4—6 besitzen die Mustelinen, Lutra und Enhydris nur zwei in abdominaler Lage. Unter den Ungulaten bieten die Schweine die größten Differenzen. Sus besitzt 8—10, Potamochoerus 8, Phacochoerus 6, Dicotyles 4, am Abdomen und in der Inguinalgegend.

In der Weichengegend liegen sie bei den Wiederkäuern, den Walfischen, bei den letzteren zur Seite der Urogenitalöffnung, je von zwei seitlichen Hautfalten umschlossen. Bei Elephanten und Sirenen finden sie sich am Thorax.

Die Wiederkäuer besitzen in der Regel 4 Zitzen, die auf dem die Milchdrüsen bergenden »Euter« stehen. Ein drittes vorderes Paar trifft sich nicht selten in rudimentärem Zustande. Die Moschusthiere, Schafe, Ziegen und viele Antilopen nur zwei, aber auch hier besteht (Schafe, Ziegen) ein vorderes rudimentäres Paar. In der Inguinalregion finden sich auch die zwei Zitzen von Rhinoceros, Tapirus und Hippopotamus, vier bei Hyrax. Da auch den Einhufern nur zwei Zitzen zukommen, könnte man, von dem ohnedies entfernter stehenden Hyrax abgesehen, bei den Perissodactylen zwei Zitzenpaare als typisch betrachten, wenn nicht bei den Einhufern die Entstehung jeder Zitze *aus mehreren Mammartaschen* (zwei bei Equus, drei bei Asinus) erkannt wäre. Dadurch wird wahrscheinlich, dass auch bei anderen Perissodactylen die Zitzen nicht aus je einer Mammartasche hervorgingen. Jedenfalls aber grenzt sich für alle Ungulaten die Zitzenzahl mit 6 ab, welche nur der Inguinalregion zukommen. Die Minderung erfolgte entweder durch Verschmelzung mehrerer Zitzen (Einhufer) oder durch Rückbildung (Wiederkäuer) eines oder mehrerer vorderer Paare, wie dies durch die Zitzenrudimente ausgesprochen ist.

Zwei Zitzen in pectoraler Lage besitzen die Chiropteren. Bei den Prosimiern beginnt die Brust sich zum steten Sitze der Zitzen zu gestalten. Chiromys besitzt seine zwei Zitzen noch in der Inguinalregion, Stenops, Tarsius und Microcebus besitzen zwei inguinale und zwei pectorale, Lemur und Otolicnus vier pectorale, zwei dagegen alle Primaten. Eine beim Menschen nicht so ganz selten beobachtete Vermehrung der Brustwarzen (Polymastie) bei Anordnung derselben in bilateralen Reihen ist als Atavismus aufzufassen, indem sie auf niedere Zustände verweist. Man wird nicht anstehen, diese pectorale Lage mit der größeren Selbständigkeit der Vordergliedmaßen, besonders der Hand, in Verbindung zu bringen. Wo diese das Junge zu halten vermögen, bietet die pectorale Lage der Mammarorgane die günstigste Örtlichkeit. Dass aber in anderen Fällen auch andere Umstände bei der gleichen Lage von Einfluss sein müssen, lehren die mannigfaltigen eben aufgeführten Beispiele.

Die Zahl der Zitzen steht in inniger Beziehung zur Menge der Jungen, und es

kann wohl als Regel gelten, dass mit der Zahl der Jungen die Zitzenzahl sich vermindert, aber es kommt auch hier die Leistungsfähigkeit der einzelnen Mammarorgane in Betracht. So ernährt das Meerschweinchen mit nur zwei Zitzen eine nach den ersten Würfen sich vermehrende Anzahl von Jungen.

Die Rückbildung angelegter Mammartaschen, wie sie schon bei Marsupialiern erwähnt wurde, hat bei Monodelphen in dem Vorkommen *rudimentärer Zitzen* eine Analogie.

Ausbildung und Rückbildung sind also auch am Mammarapparate waltende Processe. In manchen Fällen jedoch sind es nicht mehr der ursprünglichen Function dienende Organe, sondern durch Übernahme einer neuen erhalten gebliebene; sie stellen sich in einer Umbildung dar, welche ihre primitive Bedeutung oft verkennen lässt. Solche Organe bestehen bei Wiederkäuern (Schafen und manchen Antilopen in der Inguinalregion (*Inguinaldrüsen*), und etwas seitlich von den Zitzen. Sie werden dargestellt durch eine von einem Hautwalle umgrenzte Einsenkung von reichen Drüsen (große, eine tiefere Schicht bildende Schweißdrüsen und Talgdrüsen). Ist auch bei dem Mangel der glatten Muskelschicht der volle Beweis für die Entstehung dieser Organe aus Mammartaschen bis jetzt noch nicht erbracht, so wird doch durch die Gesammtheit der übrigen Structur sowie aus der Lage jene Deutung wahrscheinlich gemacht (KLAATSCH, Morphol. Jahrb. Bd. XVIII).

Mit dem gesammten Mammarapparate der Säugethiere ist noch eine wichtige Erscheinung verknüpft, da wir dem *Vorkommen desselben in beiden Geschlechtern* begegnen. Wenn es kaum zu bezweifeln ist, dass diese neomeletischen Organe nur von den Weibchen erworben werden konnten, so muss ihr Vorkommen auch beim männlichen Geschlechte auf eine andere Art, *nicht durch die specielle physiologische Leistung*, erklärt werden. Nur durch die *Vererbung* wird jene Thatsache verständlich. Alle Nachkommen einer Mutter empfangen den von derselben erworbenen, in Generationsreihen successive sich ausbildenden Apparat, und zwar genau in derselben Weise, wie er jeweilen bei der Mutter sich gestaltet hatte. Diese Erscheinung zeigt sich aber in Stufen ausgeprägt. Sie liegt bereits bei den Monotremen vor, in so fern das Drüsenfeld auch den männlichen Thieren in minderer Ausbildung zukommt. Aber die Mammartasche selbst kommt nur bei der weiblichen Echidna zur Entstehung. Auch bei den Beutelthieren sind nur Spuren einer Übertragung vorhanden. Ein andere Verwendung empfangendes Drüsenfeldpaar, welches nur durch seine glatte Muskulatur charakterisirt wird, kommt auch dem männlichen Geschlechte zu (s. darüber Näheres bei den Geschlechtsorganen). Von den beim Weibchen zur Ausbildung gelangenden Mammartaschen kommt bei den Männchen nur die Anlage bei amerikanischen Beutlern in Spuren vor, auch Beutelfalten bestehen, wenn auch vergänglich, und nur in vereinzelten Fällen ist auch bei den Erwachsenen das Marsupium angedeutet (Thylacinus). Im Ganzen ist die Übertragung auf das männliche Geschlecht hier noch wenig gesichert, oder noch gar nicht vollzogen, sie wird es erst bei den monodelphen Säugethieren, welche die Mammartasche wie die Zitzen sammt den Milchdrüsen mehr in Übereinstimmung mit den Weibchen besitzen. Bis zu einem gewissen Stadium bestehen für beide Geschlechter gleiche Verhältnisse, aber beim männlichen erhalten sich die Theile auf einer tieferen Stufe und stellen sich dann in Vergleichung mit dem weiblichen Apparate als Rudimente dar.

Außer den schon oben verzeichneten Schriften, besonders jener von KLAATSCH. s. OWEN's Comp. Anat. Vol. III. C. LANGER, Entwickelung der Mammarorgane des Menschen. Denkschriften der Wiener Acad. Bd. III. M. HUSS, Entw. d. Milchdrüsen des Menschen und d. Wiederkäuer. Jen. Zeitschrift. Bd. VII. G. REIN, Embr. Entwick. der Milchdrüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX u. XXI. TH. KÖLLIKER, Z. Kenntn. d. Brustdrüse. Verh. d. phys.-med. Ges. z. Würzb. N. F. Bd. XIV. F. CURTIS, Développement de la mamelle etc. Revue biolog. du Nord de la France. T. I.

Schuppen und Federn.

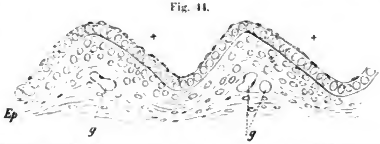
a) Schuppen.

§ 61.

Wenn ich hier sehr differente Gebilde an einander schließe, so geschieht es wegen der Gemeinsamkeit des Ausgangspunktes, und weil sich in der Formenreihe eine Continuität nachweisen lässt. Wie wir diese aufwärts zu verfolgen vermögen, so besteht sie auch abwärts, und wir hätten, die gesammte Reihe behandelnd, mit den Fischen zu beginnen. Da aber die bei diesen in Betracht zu nehmenden Zustände sofort mit der Production von *Hartgebilden* auftreten, deren Abkömmlinge sich weithin erhalten, würde die dabei unumgängliche Vorführung auch dieser sich in die Gesammtreihe einschieben, und dadurch enger Zusammengehöriges trennen. Es ist daher hier von jenen ersten Zuständen, von allem Specielleren abzusehen, und nur hervorzuheben, dass Erhebungen des Integuments die ersten Anfänge darstellen. Für diese Erhebungen dürfen wir zwar in jenen Hartgebilden ein erstes Causalmoment sehen, und wir werden noch sehr deutliche Hinweise auf dieselben kennen lernen, aber sie sind nicht mehr wirksam, und das Integument producirt seine Erhebungen, für die jetzt andere Ursachen als die einführenden angenommen werden müssen. Mit Erlangung einer terrestren Lebensweise ist *es das an den Erhebungen stärker auftretende Stratum corneum, welches zur Schutzleistung eine wichtige Rolle erlangt.*

Eine allgemeinere Bedeutung gewinnen die *Erhebungen der Haut* bei den Reptilien, indem sie hier über die gesammte Oberfläche des Körpers sich erstrecken. Die einfachsten Formen erscheinen als niedere oder höhere *Papillen* von verschiedenem Umfange (Fig. 44). Die Lederhaut ist eben so daran betheiligt wie die Epidermis, deren Hornschicht meist mit bedeutenderer Dicke die Papille überkleidet. Solche Knötchen und Höcker in mannigfaltiger Gruppirung trägt die Haut der Ascalaboten und Chamäleonten, auch die Rückenfläche von Sphenodon, während bei anderen Lacertiliern nur beschränktere Körperregionen dadurch ausgezeichnet sind. Dagegen finden sich hier die Höcker in einer Umbildung, aus welcher neue Theile hervorgehen. Aus einer Vergrößerung der Höcker in die Länge entstehen stachelähnliche Bildungen, wie sie bei manchen Eidechsen (Phrynosoma) vorkommen, oder zackenartige Fortsätze, die in medianer Ausdehnung über die Körperlänge eine Art von Kamm zusammensetzen (Iguana). Durch eine mehr flächenhafte Ausdehnung bilden sich Platten oder Schilder, wie sie am Kopfe der meisten Reptilien verbreitet sind, bei manchen auch, wie bei

Fig. 44.



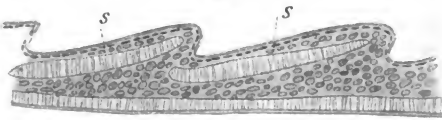
Schnitt durch die Bauchhaut von Phyllodactylus. *Ep* Epidermis. *g* Gefäße. + schärfer ausgeprägte Oberfläche.

den Crocodilen, über den ganzen Körper bestehen. An allen diesen Gebilden hat die *Hornschicht den bedeutendsten Antheil* und liefert damit Schutzorgane. Bei einem festeren Gefüge der Hornplatten unter Zunahme ihrer Stärke steigert sich jener Werth.

Unter den Schildkröten sehen wir einen niederen Zustand des Integuments bei *Sphargis* erhalten. Rücken- und Bauchfläche sind in der Schildgestaltung schon den anderen ähnlich geformt, allein die weiche Haut entbehrt stärkerer mit dem Binnenskelette verbundener Hartgebilde. Platte Tuberkel bilden das Relief der Oberfläche, und Längsreihen (7) stärkerer Vorsprünge verlaufen auf dem Rückenschilde. Höcker bleiben auch bei den Anderen außerhalb des Rücken- und Bauchschildes am Integumente, allein es kommen hornige Platten wie bei anderen Reptilien auf ihnen zur Ausbildung. Als bedeutende, das Hautskelet (Rücken- und Bauchschild) überkleidende Gebilde treffen wir solche *Hornplatten* (Schildpatt) von ziemlicher Größe und in bestimmter Anordnung. Die Hornplatten der Schildkröten sind von den Ossificationen unabhängig, welche unter ihnen die Knochenplatten bilden, und die jenen Hornplatten keineswegs entsprechend angeordnet sind. Minder mächtige Hornplatten bestehen auch bei den Crocodilen, so weit sie den Knochentafeln zukommen, stehen sie mit diesen in Correlation, sind somit darin von jenen der Schildkröten verschieden.

Auf eine andere Art wird eine Erhöhung der Schutzleistung des Integuments durch die *Schuppenbildung* erreicht. Diese geht von kleinen Höckern oder Papillen aus (Fig. 45), an welchen Lederhaut und Epidermis sich betheiligen. Diese

Fig. 45.

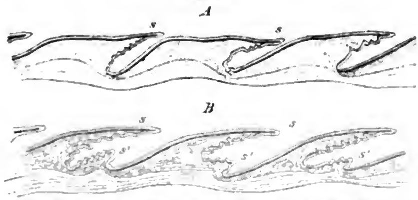


Längsschnitt durch die Haut von Phyllodactylus mit zwei Schuppen *S*, in welchen sich eine besondere Anordnung der Bindegewebsgrundlage darstellt.

eine Zeit lang gleichmäßigen Erhebungen wachsen fernerhin in einer Richtung am Rumpfe immer caudalwärts und gelangen so zu einer Überlagerung der nächstfolgenden. Sie stellen dann sich dachziegelförmig deckende Plättchen, *Schuppen* (Squamae) dar. Viele Eidechsen und alle Schlangen sind durch diese Integumentgebilde ausgezeichnet, wenn auch größere oder kleinere Platten in der Bedeckung mancher Körperregionen, am häufigsten am Kopfe dabei bestehen. Obwohl die Lederhaut in die Schuppe sich fortsetzt, *kommt doch der Epidermis der Hauptantheil zu*, da deren Hornschicht an der Schuppenoberfläche meist bedeutend verdickt ist. Die erhobene Lederhaut ist keineswegs gleichartig gebaut: so zwischen den Schuppen; zuweilen bietet sie eine gesonderte Strecke in scharfer Abgrenzung (Ascalabotae, Fig. 45). Darin bestehen Beziehungen zu Hautskeletgebilden, über welche wir hier nicht zu berichten haben.

Der Übergang von den einfachen Papillen oder Höckern zur Schuppe ist an vielen der letzteren durch ihre Neigung nach hinten erkennbar, wobei eine dickere Epidermislage die Oberfläche bedeckt. Auch die Lederhaut bietet daher manche in der Schuppe weiter ausgesprochene Modificationen. Die Schuppe stellt aber im ausgebildeten Zustande nicht bloß eine nach hinten gekrümmte Hautpapille vor, sondern differenzirt sich in besonderer Weise. Während sie median auf einer längeren Strecke von der Cutis sich erhebt (Fig. 46 *A*, *s*), verschmälert sich dieser Zusammenhang nach beiden Seiten hin (Fig. 46 *B*, s^1), und wie das Ende der Schuppe ist auch der größte Theil ihres Seitenrandes frei. Unter diesem seitlichen Rande beginnt die Erhebung der Schuppe je einer benachbarten Längsreihe (*B*, *s*). Nicht unwichtig dürfte auch ein bestimmtes Relief erscheinen, welches die untere Fläche der Schuppe darbietet. Hier bestehen zuweilen Querfältchen, welche am vorderen freien Theile der Schuppe ungetheilt, hinten dagegen, unterhalb des freien Seitenrandes, durch die mediane Erhebung der Schuppenbasis getheilt verlaufen. Am hinteren Theile der Basis ist diese auch an ihrer Oberfläche lateral mit solchen Fältchen versehen. Diese Bildungen geben also an der Schuppe selbst Sonderungen zu erkennen, welche als Vorstufen von viel bedeutenderen Modificationen zu gelten haben, denen wir in einer höheren Abtheilung begegnen.

Fig. 46.



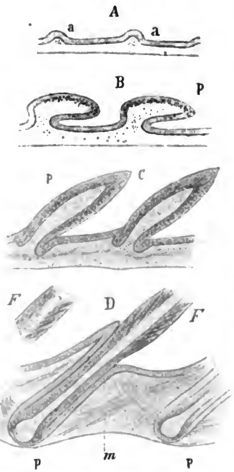
Längsschnitte durch eine Anzahl von Schuppen von Tropidonotus natrix. *A* durch die Mitte, *B* seitlich der *s* Schuppen. s^1 Anfangsstück der Schuppen der nächsten Längsreihe.

Über die Schuppen und verwandten Gebilde des Integuments der Reptilien s. die oben aufgeführte Literatur.

Die Hornbekleidung des Integuments der Reptilien hat sich bei den *Vögeln* noch theilweise erhalten, indem deren hintere Extremität in verschiedener Ausdehnung mit Schildern, Tafeln oder Schuppen bedeckt ist. An den Zehen und am Metatarsus ist dieses Verhalten am verbreitetsten. Dass auch die Tafeln und Schilder aus Schuppen hervorgingen, lehrt deren Entwicklung. Auch bei manchen *Säugethieren* (Beutelthieren, Nagern, Insectivoren) sind an den Gliedmaßen, auch am Schwanze, Befunde vorhanden, welche an Höcker und Schuppen der Reptilien erinnern, wenn sie auch nicht direct von diesen abzuleiten sind. Am bedeutendsten sind diese Gebilde bei Edentaten entfaltet, von welchen Manis in einen Panzer mächtiger Hornschuppen gehüllt ist. Somit bestehen in den beiden höchsten Classen der Wirbelthiere noch Anklänge an die niederen Einrichtungen. Diese haben aber an dem größten Theile der Körperoberfläche anderen Bildungen Platz gemacht, denen wir bei den Federn und Haaren begegnen.

Die Verbreitung jener Integumentgebilde bei den Säugethieren, und zwar in niederen Abtheilungen derselben, lässt in ihnen nicht für jede Gattung etwa bloß selbständig erworbene Anpassungen erkennen, wenn vielleicht auch ihre bedeutende Ausbildung bei manchen Nagern (wie z. B. am Schwanze des Bibers und noch mehr an der Ventralfläche des Schwanzes von Anomalurus, wo ein paar Längsreihen bedeutender Hornschuppen stehen) aus functionellen Beziehungen hervorgegangen sein mag. Der Umstand, dass die Schuppen hier auch Haare tragen können, spricht für das für die Säugethiere höhere Alter der Behaarung und *für die secundäre Entstehung dieser Schuppen.* Anders verhält es sich mit den Edentaten. Sowohl die Schuppen am Schwanze von Myrmecophaga tamandua, als auch jene von Manis sind ohne jene Verbindung, und da ihnen eine besonders bei letzteren ansehnliche Fortsatzbildung der Lederhaut, einer sehr verbreiterten Cutispapille ähnlich, zu Grunde liegt, entsteht eine größere Übereinstimmung mit Reptilienschuppen. Aber auch hier spielt die Behaarung eine Rolle. Haare kommen nicht nur zwischen den Schuppen vor, sondern sind auch mit der Beschuppung in einem Wettkampfe, indem sie mit der Ausbildung der ersteren immer spärlicher werden (M. WEBER). Es wird also auch hier ein Haarkleid als der primitivere Zustand angenommen werden dürfen, gegen welchen die Schuppenentfaltung die Oberhand gewann, mögen die Schuppen zwischen den Haaren aufgetreten sein, oder anfänglich auch Haare mit umfasst haben, wie dieses vorhin von Nagern berichtet ward.

Fig. 47.



Schema der Federentwickelung. *a* erste Erhebung. *p* Federzotte. *F* Feder. In *D m* Muskel. *p* Papille.

Die Bildung horniger Platten besteht auch bei anderen Edentaten. Bei den Gürtelthieren decken Hornplatten die knöchernen Tafeln des Corium. In der ringförmigen Anordnung der Hornplatten (wie der Knochentafeln) liegt zwar eine Differenz vom Verhalten der Schuppen von Manis, aber andere loricate Edentaten (Glyptodon) bieten im Hautpanzer wieder eine andere Anordnung der Tafeln. und sprechen damit *für die bedeutende Divergenz* dieser Integumentbildungen, die auch in hornigen Theilen sich abspiegelt. Von diesem Gesichtspunkte aus erhält die Vorstellung eine reale Unterlage, dass auch die sonst so isolirt stehende Schuppenbildung von Manis aus einer bei Edentaten verbreiteteren Hornplattenbildung hervorging, die bei den Loricaten an Ossificationen geknüpft war, bei Manis unter anderer Theilnahme der Lederhaut in den Schuppen sich darstellt.

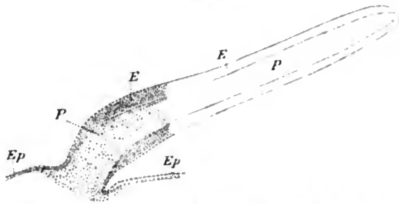
b) Federn.

§ 62.

Von der Papillen- und Höckerbildung des Integuments der Reptilien leitet sich das Federkleid der Vögel in so fern ab, als die Entstehung der Feder mit ihren ersten Zuständen an jene anknüpft. Regelmäßig angeordnete Erhebungen der Lederhaut, von der Epidermis überkleidet, bilden die erste embryonale Anlage, welche von den

bei Reptilien bestehenden Einrichtungen nicht wesentlich sich unterscheidet. Diese Papillen (Fig. 47 *A*) gewinnen aber eine bedeutende Länge und wandeln sich damit in zottenförmige Anhänge des Integuments um, wobei sie sich gleichzeitig mit ihrer schmäleren Basis in die Haut einsenken. Dadurch bildet sich jetzt in der Haut eine Art von Tasche aus, von deren Grund die Zotte zur Oberfläche hervortritt (*Federfollikel*). Es besteht aber in so fern keine wirkliche Tasche, als die Epidermis mit ihrer Hornschicht vom benachbarten Integument her sich auf die Federzotte fortsetzt, ohne sich mit einzusenken. So sind diese Gebilde auch nach ihrer Einsenkung mit einem mit der übrigen Haut continuirlichen Hornüberzuge bekleidet. Von den Schuppen sind sie durch bedeutendere Länge verschieden, und durch die fehlende Abplattung, während sie mit ihnen die allgemeine Anordnung und die Richtung nach hinten theilen. Am Grunde des Follikels tritt eine wie vorher die Blutgefäße führende Papille der Lederhaut in die Zotte, umgeben von der Epidermis. An dieser beginnen Differenzirungen.

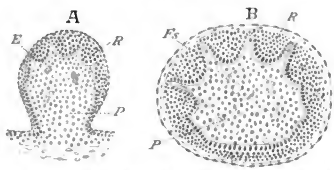
Fig. 48.



Längsschnitt eines Dunenkeims. *Ep* Epidermis. *P* Pulpa. *E* Epidermis des Keims. (Nach DAVIES.)

Während die Hornschicht der Epidermis sich schärfer von der darunter befindlichen Malpighi'schen Schicht sondert, bildet die letztere unter Vermehrung ihrer Elemente Längsfalten, welche ziemlich senkrecht auf der Papille (Pulpa) stehen, diese zeigt sich auf dem Querschnitt von einem Faltenkranze umgeben, in dessen Interstitien die Papillenoberfläche mit der basalen Keimschicht radiär einragt (Fig. 49 *A*, *B*) und mit Elementen der letzteren sogar zwischen die Längsfalten dringt. Die Falten gewinnen mit der Verlängerung der Federzotte gleichfalls an Länge und verhornen allmählich, während die Papille sich fernerhin verkürzt. Durch die Hornschicht der Zottenüberkleidung werden die Falten eine Zeit lang zusammengehalten, und in diesem Zustande ihres Gefieders verlassen viele Vögel das Ei.

Fig. 49.

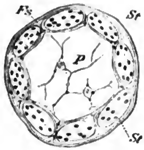


A, *B* schräge Querschnitte von Dunenfederkeimen (Columba). *P* Pulpa. *Fs* Federscheide. *E* Epidermis. *R* Strahlen. (Nach DAVIES.)

Mit einer Ablösung der Hornschicht (*Federscheide*) (Fig. 49 *B*, *Fs* und Fig. 50

Fs), von welcher sich schon früher eine oberflächliche Schicht in Fetzen abgetrennt hatte, werden die verhornten Fäden (*R*) frei und erscheinen als ein Büschel meist abgeplatteter *Strahlen*, die von einer gemeinsamen, dem Papillenreste aufsitzenden, gleichfalls verhornten Theile (*Spule*) entspringen. In Fig. 49 *A*, *B* ist der Beginn des Processes dargestellt, wie er nicht weit von der Basis einer Federzotte sich zeigt; Fig. 50 zeigt die bereits gesonderten Strahlen (*St*) gegen das freie Ende der Zotte, aber noch umschlossen von der Federscheide (*Fs*). Das Innere der Zotte nehmen Reste der Pulpa ein (*P*). Die Strahlen bilden mit dem Schafte zusammen eine *Erstlingsdune* (*Pluma*). Bei manchen Vögeln bleiben die Strahlen einfach (Tauben) und stellen damit den niedersten Zustand vor (Pinseldunen), bei welchem die Radien sogar auf die Spule fortgesetzt sind.

Fig. 50.



Querschnitt durch den oberen Theil eines Dunenfederkeims. *Fs* Federscheide. *St* Radien. *P* Pulpa. (Nach DAVIES.)

Im Einzelverhalten zeigt sich schon bei den Dunen eine beträchtliche Differenz, besonders an den Strahlen. Wir erwähnen davon nur den Besatz der Strahlen mit feinen Strahlen (Cilien) und die mächtigere Ausbildung eines Strahls, der dann als *Schaft* die anderen zweizeilig ihm angefügten als Äste trägt (Fig. 51).

Fig. 51.



Erstlingsdune von Dromaeus. (Nach DAVIES.)

Diese Form erscheint bei den Stelz- und Schwimmvögeln. Durch die Entwickelung eines Schaftes knüpft sie an die differenzirteren Formen an, womit auch die Sonderung der Gewebe des Schaftes in Mark und Rinde übereinstimmt. Letztere besteht aus abgeplatteten verhornten Elementen, während das Mark durch cubische Zellen gebidet wird, welche nach dem Verhornen ihrer Peripherie Luft führen.

Das schon während der Embryonalperiode angelegte Dunenkleid erfährt einen *Wechsel* und macht mannigfaltigeren Federgebilden Platz, von denen ein Theil noch den Dunencharakter beibehält, ein anderer complicirtere Bildungen darstellt. Nur bei Apteryx erhält sich das erste Gefieder auch später im primitiven Charakter, und in ähnlicher Form erschien wohl bei den ältesten Vögeln, die wir nicht kennen, die erste Sonderung des Gefieders und erhielt sich gleichfalls dauernd in diesem Zustande. Dieser erfüllt auch bereits einen Theil der Functionen der Befiederung, indem er dem Körper nicht bloß Schutz gewährt, sondern auch für die Erhaltung der Temperatur des warmblütigen Organismus eine hervorragende Rolle spielt.

In Übereinstimmung mit den Reptilien ist es die Dorsalregion des Körpers,

an welcher papillare Anlagen entstehen. Die ferneren Sonderungsvorgänge, wie sie bei der Genese selbst des niedersten Zustandes der Feder auftreten, sprechen jedoch für eine bedeutendere Entfernung vom Reptilienzustande, wenigstens von jenem, wie er bei den bis jetzt bekannten vorliegt. Dass aber die Sonderung der Feder schon innerhalb der Reptilien bestand, lehrt der den Vögeln am nächsten stehende Saurier *Archaeopteryx*, von dem der Besitz sehr hoch differenzirter Federn bekannt ist. Das Bestehen niederer Formen von Federbildung bei Reptilien wird dadurch nothwendig vorauszusetzen sein.

Die mannigfaltigen Formen der Embryonaldunen zeigen bei ihrer Verknüpfung unter einander bereits eine Stufenreihe, die als offenbar ältesten Zustand jenen erkennen lässt, in welchem die Strahlen alle gleichartig sind. Indem ein Strahl mit bedeutenderer Ausbildung die Hauptrolle übernimmt und die anderen als secundäre Strahlen oder Äste sich ihm, zuerst an seiner Basis, dann aber mit dem Längerwerden des Hauptstrahls, auch fernerhin anschließen, zeigt sich eine in der thierischen Organisation ganz allgemein verbreitete Erscheinung. Sie führt auch hier zu einem vollkommeneren und damit höheren Zustande.

Das embryonale Dunenkleid wird von den Megapodiern noch innerhalb des Eies abgeworfen, welches der Vogel mit seinem definitiven Gefieder verlässt.

Fig. 52.



Archaeopteryx macrura. Restaurirt in der Stellung des Berliner Exemplars. *c* Carpus. *cl* Furcula. *co* Coracoid. *h* Humerus. *r* Radius. *u* Ulna. *sc* Scapula. *I—IV* 1.—4. Finger resp. Zehe. (Aus Steinmann-Döderlein, Paläontologie.)

§ 63.

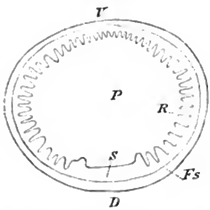
Die Entstehung des definitiven Gefieders geht von den Embryonaldunen aus. Deren Follikel senkt sich mit seinem Grunde tiefer in die Cutis ein, und gestaltet sich umfänglicher, ohne dass jedoch ein neuer Follikel entstände, das alte ist nur erneuert worden. Im Innern des Follikels bildet sich die Papille mächtiger aus, und die sie umschließende von einer Hornscheide umgebene Keimschicht

sondert sich in ähnliche Falten, wie sie bei der Anlage der Dune beschrieben sind. In Fig. 53 sind sie im Querschnitt zu sehen, wie sie rings die Papille umgeben. Eine dieser Falten wird stärker und breiter als die anderen, und bildet sich zum *Schafte* (*Rhachis*) (*S*) der Feder aus, an welchem die aus den übrigen Falten entstehenden Äste (*Rami*) ansitzen. Indem der Schaft von der Umgebung der Papille her weiter wächst und neue Äste ihm sich anschließen, tritt sein freies Ende an die Oberfläche und drängt die Embryonaldune aus dem Follikel, welcher nunmehr der ausgebildeten Feder angehört.

Am Schafte sondert sich wieder die Markschicht von der äußeren, festeren Hornlage, welche sich in eine hornige Überkleidung der Papille fortsetzt und damit die *Spule* (*Calamus*) bildet, mit welcher die Feder in den Follikel eingesenkt ist.

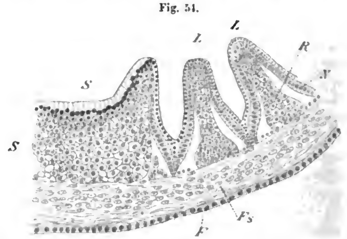
Schaft und Spule bilden zusammen den *Kiel*. Der mit den Ästen besetzte Schaft stellt die Fahne (*Vexillum*) vor. Mit der Ausbildung der Spule wird die durch die Malpighi'sche Schicht angelegte Wand der Spule, da wo sie in die Auskleidung des Follikels übergeht, basal verengt. Der eingekrempte Rand umschließt dann eine engere Öffnung, durch welche die blutgefäßreiche Federpapille mit der Lederhaut in Zusammenhang steht. Die Übereinstimmung der Entwickelung der Feder mit jener der Dune lehrt die Vergleichung von Fig. 53 mit

Fig. 53.



Querschnitt durch einen Schwanzfederkeim (Fringilla canaria). *D* dorsale, *V* ventrale Seite. *S* Schaft. *R* Rami. Andere Bezeichnung wie früher. (Nach Davies.)

Fig. 54.



Ein Theil eines äußersten Querschnittes von dem gleichen Object wie vorige Figur. Stärkere Vergrößerung. *S* Spule. *R* Rami (Strahlen). *Fs* Federscheide. *F* Schleimschicht des Follikels. *N* Nebenstrahlen. (Nach Davies.)

Fig. 49. Wie die Dunenanlage ist auch die Federnanlage von einer verhornenden Scheide (Fig. 54 *S*) umgeben, innerhalb welcher um die Papille herum die Sonderung von Schaft und Ästen auftritt. Die letzteren sind in dem Querschnitte mit der Entfernung vom Schafte in abnehmendem Volum sichtbar, da näher am Schafte deren Basis, entfernter davon ihr Ende getroffen ist. *Die Differenz vom Dunenquerschnitte liegt also in der durch die Aufreihung der den Strahlen der Dune entsprechenden Rami am Schafte*; wodurch diesen zugleich eine schräge Anordnung zukommt.

Wie die Feder nur *eine weitere Ausbildung der Dune* ist, so schließt sich auch ihre Entstehung continuirlich an jene an, und die frei gewordene Feder

trägt schließlich terminal die Dune, wenn eine solche ihr voranging. *Die Verschiedenheit beider liegt wesentlich in reicherer und damit auch länger währender Bildung von Strahlenäquivalenten an der Feder, wodurch die Spule zur Aufreihung derselben den langen Schaft* als *Fortsetzung der Spule sich gestalten lässt.* Mit der Ausgestaltung der Feder zieht sich die Papille aus der Spule zurück; mützenförmige, verhornende Septa (Federseele) bezeichnen die Rückzugsetappen, und endlich sitzt die Spule am Ende der Papille auf, und wird mit dem Beginne einer um die Spule erfolgenden Neuanlage zum Ausfallen vorbereitet. Die neue Feder kommt dann in derselben Weise, wie ihre Vorgängerin unter neuer Ausbildung der Papille zur Sonderung. So ist das Gefieder Product persistirender Cutispapillen, deren Epidermis periodisch eine Reihe von Differenzirungen entstehen lässt. Wie bei den Reptilien bei der Häutung eine Erneuerung der Hornschicht eintritt, so erfolgt bei den Vögeln ein Wechsel des aus jener Schicht in reichster Formentfaltung aufgebauten Gefieders.

Bei einem Theile der Vögel erhält sich der Dunencharakter größtentheils auch am definitiven Gefieder, indem der Schaft von geringerer Stärke bleibt und seine zweizeilig aufgereihten Äste locker entsendet. Solches Gefieder ist bei den Ratiten verbreitet, und zeigt die niederste Form bei den Casuaren. Bei den Carinaten wird die schon bei den Ratiten angebahnte Differenzirung in verschiedene Federformen weiter geführt. Wirkliche Dunen oder dunenartige Federn erhalten sich auch hier jedoch mehr in Gestalt eines Unterkleides, welches von einfacherer Färbung, von anderen längeren und stärkeren Federn überdeckt wird. Diese letzteren, meist von lebhafterer Färbung, sind die *Deck-* oder *Contourfedern* (*Pennae tectrices*). Deren stärker ausgebildeter Schaft trägt die Rami in Gestalt von Lamellen, welche dichter an einander geschlossen sind, Fahne (Vexillum). Die bedeutendste Ausbildung erlangen diese Federn da, wo sie zur Vergrößerung der Oberfläche beim Fluge dienen, als Schwingen oder Schwungfedern (*Remiges*) an der Vordergliedmaße, oder als Steuerfedern (*Rectrices*) am Schwanze. An die Ausbildung dieser Federn ist die Entstehung des Flugvermögens geknüpft. Diese Sonderung bestand bereits bei *Archaeopteryx* (vergl. Fig. 52) in Aufreihung der Remiges längs der langen Schwanzwirbelsäule und lässt verstehen, wie mit der Reduction der letzteren die Federn zum Theile erhalten blieben und sich neben einander ordnend allmählich den Befund hervorgehen ließen, wie er in der meist fächerförmigen Anordnung der Steuerfedern bei der Mehrzahl der Vögel erscheint.

Die Sonderung des Gefieders in stärkere und schwächere Gebilde, denen eine verschieden functionelle Bedeutung entspricht, ist von einer bestimmten räumlichen Vertheilung über das Integument begleitet. Eine ununterbrochene Befiederung, wie sie allgemein bei Vögeln mit den Embryonaldunen besteht, findet sich unter den Ratiten bei den Casuaren.

Unter den Carinaten besteht es bei den Pinguinen, indess es bei den meisten übrigen verschieden große Lücken zeigt, an denen die Haut entweder ganz nackt ist, oder nur Dunen trägt. Die von den Contourfedern eingenommenen Flächen *Federfluren* (*Pterylae*) sind meist von bestimmter Ausdehnung und Gestalt. Die der Contourfedern entbehrenden Flächen sind die *Federraine* (*Apteria*) (Nitsch).

Das Federkleid zeigt damit eine Sonderung, gemäß welcher die Hauptfunction von bestimmten Örtlichkeiten übernommen, und die Ausbildung der Federn an anderen gehemmt wird.

Aus den mannigfachen Zuständen der Feder tritt uns die Erscheinung einer Steigerung der Function entgegen. Die losen Strahlen der Embryonaldune niederster Stufe fügen sich an einen gemeinsamen Schaft, dessen Äste sie bilden. In der Dune noch lose bei einander, gewinnen diese Äste festere Beschaffenheit und regelmäßige Anordnung in der Fahne der Feder, entsenden daselbst wiederum kleinere Strahlen, mit denen sie sich, durch besondere Einrichtungen für jede Reihe, fest an einander schließen und die Fahne zu einer Einheit gestalten. Sie wird dadurch zu einem Schutzorgan, welches in seiner höchsten Ausbildung in den Schwingen und Steuerfedern beim Fluge eine neue Function gewinnt. Die Mehrzahl der Federn ist beweglich, durch Muskeln, welche sich an dem Follikel befestigen. Diese bewirken das Sträuben des Gefieders. Sie gehören zu den glatten Elementen (Fig. 47 *D*, *m*).

Ob die Anlage des definitiven Gefieders von den Follikeln der Dunen ausschließlich ausgeht, ist desshalb zweifelhaft, weil ersteres eine größere Zahl Federn enthält als Dunen angelegt werden, aber sicher ist, dass die große Mehrzahl der Federn die Nachkommenschaft von Dunen ist (DAVIES). — Eine Eigenthümlichkeit besteht in der Entstehung einer *doppelten Feder* auf einer einzigen Papille, wie es bei Dromaeus vorkommt. Die Federanlage zieht sich hier stark in die Breite und auf der eben so gestalteten Papille ordnet sich die Keimschicht wieder in Falten, von denen zwei, einander gegenüberstehende, je einen Schaft entstehen lassen. An jeden derselben reihen sich dann die benachbarten Strahlen an. Während beide Federn hier von gleicher Größe sind, ergiebt dieselbe Erscheinung bei den Carinaten ungleich große Producte. An der ventralen Seite des Schaftes entspringt aus einer Vertiefung ein kürzerer Schaft (Afterschaft, *Hyporhachis*), welcher auch bis auf einzelne Äste rückgebildet sein kann. Solche Federn mit Afterschaft sind sehr verbreitet. Allgemein fehlt der Afterschaft den Steuer- und Schwungfedern.

Die Pinguine besitzen an den als Ruder fungirenden Flügeln eine niedere Form der Feder, welche an die Dune erinnert, aber keine Dune ist, da die vom verbreiterten Schafte abgehenden Äste, wie einfach sie auch sind, doch eine gewisse Straffheit besitzen. — An den meisten Contourfedern sind die am Beginn des Schaftes sitzenden Äste dunenähnlich, und die Feder ist oft nur terminal mit einer Fahne versehen, da wo die Feder an der Oberfläche des Körpers zur Wirkung kommt.

Die Verbindung der Rami unter einander geschieht durch kurze, dorsal in zwei Reihen angeordnete Fortsätze, Strahlen. Die Strahlen der vorderen Reihe sind mit Häkchen und Wimpern besetzt und legen sich über die hintere Strahlenreihe des je vorhergehenden Astes, wobei sie mit den Häkchen sich befestigen. Dadurch werden die Theile der Fahne inniger an einander gefügt und an den Schwingen und Steuerfedern befähigt, beim Fluge der Luft Widerstand zu leisten.

Manche Federn erscheinen borstenförmig, wie solche in der Umgebung des Schnabels zuweilen zu beobachten sind. Sie bestehen wesentlich aus dem Schafte mit einigen an seiner Basis entspringenden Ästen.

Die *Pterylen* haben wir als *secundäre Zustände* betrachtet, entgegen der Meinung Anderer (GADOW, DAVIES), nicht weil sie den als jüngere Formen geltenden Carinaten zukommen, sondern weil sie den Gebieten der Production stärkerer Federn entsprechen. Wir sehen darin eine zeitliche Verschiebung, welche mit der Erwerbung der Sonderung des Gefieders auftrat. Die umfänglicher sich gestaltenden und damit für die Schutzfunction wirksameren Theile des Gefieders sind schon in der Dune den anderen vorausgeeilt. Ob die Andeutung von Apterien bei Struthio für diesen Gesichtspunkt verwerthbar ist, lassen wir dahingestellt sein. Jedenfalls dürfte

bei der Beurtheilung dieser Verhältnisse auch jene Beziehung in Betracht zu nehmen sein. Aus jener Auffassung der Pterylen folgt aber noch keineswegs, dass die phylogenetische Entstehung der Befiederung sogleich eine allgemeine war, vielmehr wird auch hier das vollkommenere Organ erst allmählich an die Stelle des unvollkommeneren (wohl zuerst dorsal) getreten sein und successive die Herrschaft gewonnen haben.

Die Ableitung der Feder von der Schuppe der Reptilien lässt dadurch, dass sie nur für den ersten Zustand der Federanlage möglich war, die weite Kluft erkennen, welche beide Gebilde trennt. Wie die Feder der Schuppe und den ihr näher stehenden Gebilden fremd geworden, lehrt die Thatsache, dass bei der Befiederung der Läufe oder sogar der Zehen mancher Vögel (z. B. Tauben) die Schuppen- oder Tafelbekleidung dieser Theile davon unberührt bleibt. Jene Federn sind keine »umgewandelten Schuppen«, denn diese sprossen zwischen jenen hervor (DAVIES).

NITZSCH, System der Pterylographie, herausgegeben von BURMEISTER. Halle 1840. Hinsichtlich des Baues und der Entwickelung RECLAM, De plumarum evolutione. Lips. 1846. SCHRENK, De format. plumae. Mitau 1849. REMAK, Entwickelungsgesch. des Hühnchens. Berlin 1850—1855. FATIO in Mém. de la Soc. de Phys. de Génève. XVIII. STUDER, Die Entwickelung der Feder. Bern 1873. Derselbe, Beitr. z. Entwickelungsgesch. d. Feder. Z. f. w. Z. Bd. XXX. LWOFF, Bull. de la soc. imp. des nat. Moscou 1884. KLEE, Zeitschr. f. Naturw. Bd. LIX. Halle 1886. GADOW in BRONN's Thierreich. Ausführlichste Arbeit: H. R. DAVIES, Morph. Jahrb. Bd. XV.

Über die Federn und ihre Anordnung s. J. E. H. DE MEIJERE, Morph. Jahrb. Bd. XXIII.

Haare.

§ 64.

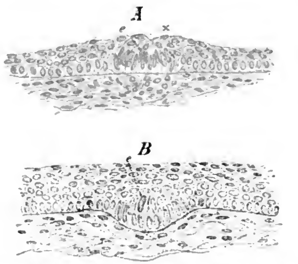
Gleich dem Gefieder der Vögel bildet die Behaarung der Säugethiere eine charakteristische Bildung des Integuments, deren Anfangszustände wir innerhalb jener Klasse nicht mehr antreffen, denn schon die niedersten Formen tragen das Haarkleid. Versuche, die Haare von Schuppen der Reptilien abzuleiten, sind nicht geglückt, und ebenso wenig sind Anknüpfungen an die Feder streng durchführbar gewesen, wie ja auch der Säugethierstamm nicht von den Sauropsiden seinen Ausgang nimmt, sondern vielmehr tiefer wurzelt. Dieses Alles ins Auge gefasst, muss der Blick auf die Amphibien fallen. Diesen fehlt zwar jede Andeutung auf ausgebildete »Haare« beziehbarer Gebilde, da deren Integument außer Drüsen nur Sinnesorgane, und diese auch nur an bestimmten Localitäten enthält. Wenn nun auch die Haare, dem Tastsinne dienend, als Sinnesorgane sich darstellen, so entspringt daraus, bei der morphologischen Verschiedenheit gerade der hierauf bezüglichen Einrichtungen von jenen anderen Sinnesorganen, doch kein Anlass zu einer Vergleichung mit solchen, für welche triftigere Gründe erforderlich sind.

Solche ergeben sich aber bei der näheren Prüfung der ersten Genese der Haare und der daraus hervorgegangenen Structuren, durch welche eine Vergleichung mit jenen Hautorganen der Amphibien zulässig wird. Aus dieser Vergleichung resultirt das Bestehen einer Übereinstimmung erster Zustände der Haarbildung mit jenem der Sinnesorgane, und da letztere bei den Amphibien mit dem Beginn des terrestren Lebens Veränderungen eingehen, welche mit Zuständen bei der Haarbildung Zusammenhang offenbaren, so entsteht die Berechtigung,

für die Phylogenie der Haare, jene Sinnesorgane der Amphibien als den ersten Ausgangspunkt zu betrachten. Die Haarbildung der Säugethiere ist von jenen Organen ableitbar, sie knüpft an die Rückbildung derselben (MAURER). Einen Theil der für diese Auffassung wichtigen Instanzen fördert die Ontogenese des Haares zu Tage, einen anderen liefert die Untersuchung der Hautsinnesorgane und ihrer regressiven Metamorphose. Die logische Verwerthung *sämmtlicher* hierbei sich ergebenden Thatsachen führt nothwendig zu jener Aufstellung, für welche jeder einzelne, aus seinem Zusammenhang gelöste Befund, nur eine unzulängliche Stütze bilden kann. Während wir hier nur auf die das Haar betreffenden Dinge näher eingehen, werden wir bei den Sinnesorganen auch die hierher bezüglichen Erörterungen folgen lassen.

Die erste Anlage der Haare erscheint als eine Verdickung der Epidermis, in welcher die Formelemente sehr bald eine bestimmte Anordnung darbieten. Die Zellen der basalen Keimschicht richten sich verlängert gegen einander und stellen, von anderen Schichten der Epidermis verschieden mächtig überlagert, ein knospenförmiges Gebilde vor (Fig. 55). *In diesem Zustande zeigt sich mit der Anlage von jenen Sinnesorganen bei Selachiern und Amphibien völliger Einklang.* Dieses Knospengebilde senkt sich in die Lederhaut ein, wobei die anfängliche Prominenz allmählich verschwindet, wie ein solcher Vorgang auch bei Sinnesorganen sich trifft. Im weiteren Fortgange der Einsenkung findet nicht nur eine Vermehrung der betheiligten Zellen statt, sondern es kommt auch zu einer näheren Betheiligung der Lederhaut an dem weiteren Aufbaue des Organs. Am Grunde des Schlauches tritt eine Papille in letzteren vor, und in der Umgebung formt die Lederhaut eine Hülle (*Faserhaut* des Haarbalges). Das Ganze stellt die Anlage eines *Haarbalges* vor, in welchem erst jetzt das Haar selbst zur Anlage gelangt. Die Keimschicht ist der Einsenkung gefolgt, und jene höheren Elemente sind im Grunde derselben über der Papille eine Zeit lang noch von den benachbarten different zu beobachten (Mus). Sie entsprechen den Stützzellen, welche den nervösen Apparat umgeben, der mit der Rückbildung der Organe verloren geht. Bei diesem Processe ergiebt sich aber an jenen Zellen eine Verhornung, derselbe Vorgang, welcher erst an den Abkömmlingen jener Zellen beim Haare auftritt.

Fig. 55.



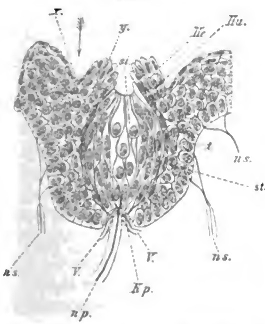
Erste Haaranlage bei Embryonen, *A* von Talpa, *B* von Dasyurus. *e* Epithelknospe. *x* Grübchen. (Nach F. MAURER.)

An dem Zellenmateriale, welches die eingesenkte Follikelanlage erfüllt, ergiebt sich eine Differenzirung, welche von den die Papille umlagernden Elementen ihren Ausgang nimmt. Die zunächst der Mitte befindlichen lassen unter Vermeh-

rung und allmählicher Verhornung der von der Papille sich entfernenden, die Anlage des *Haarschaftes* mit *Mark* und *Rinde* entstehen, während nach außen hin ein besonderes Gebilde, die gleichfalls verhornende *Haarscheide* (innere Wurzelscheide) aus den Epidermiszellen hervorgeht, und zu äußerst die indifferente Zellmasse mit der Keimschicht als (äußere) *Wurzelscheide* bestehen bleibt. Diese ist nicht bloß eine Fortsetzung des Stratum Malpighii der Haut, sondern der gesammten Epidermis (M. GÜNTHER), zu innerst mit einer platten Zelllage bekleidet, während die *Haarscheide* wieder aus zwei Schichten (der äußeren, Henle'schen, und der inneren, Huxley'schen) gebildet, *terminal nicht in die Epidermis übergeht* (Fig. 57 *y*).

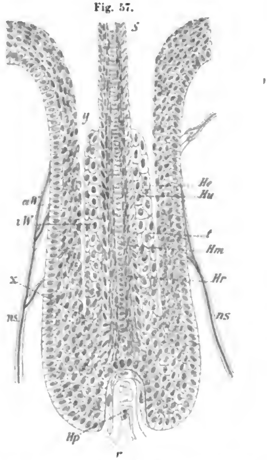
Indem die Anlage des Haarschaftes von der Papille aus weiter wächst, und die Elemente verhornen, kommt der Schaft zur Entfaltung an der Oberfläche (Fig. 57 *S*).

Fig. 56.



Medianer Längsschnitt durch ein Hautsinnesorgan in einem Follikel von **Triton cristatus** nach der Metamorphose (Schema). *si* Sinneszellen. *st* Stützzellen. *t* Deckzellen. *Hu* und *He* die Theile der Epidermis, welche zur Bildung der Huxley'schen und Henle'schen Schicht der inneren Wurzelscheide beim Säugethier führen. *x* und *y* sind homologe Punkte. Die Richtung des Pfeiles giebt an, in welcher Weise man sich die Oberfläche der Epidermis bei den Haaren der Säugethiere in die Tiefe gerückt vorzustellen hat. *Kp* Papille des Knospenfollikels mit Nerv und Gefäßschlingen (*V*). *np* primärer Nerv (specifischer Sinnesnerv) (beim Haar rückgebildet). *ns* secundäre Nerven des Hautsinnesorgans (sensible Hautnerven). (Nach F. MAURER.)

Fig. 57.



Medianer Längsschnitt durch einen Haarbalg mit Haar (Schema). *S* Haarschaft. *Hp* Haarpapille. *v* Gefäße *aW* äußere, *iW* innere Wurzelscheide. *x* Übergangsstelle beider. *y* freies Ende der inneren Wurzelscheide. *He* Henle'sche Scheide. *Hu* Huxley'sche Scheide. *Hm* Mark, *Hr* Rinde des Haares. *ns* Nerven (Nach F. MAURER.)

Axiale Zellen bilden das *Mark* (*Hm*), peripherische die *Rinde* (*Hr*), welche wieder von einer gleichfalls verhornenden Zelllage, dem *Oberhäutchen*, bekleidet wird.

Vergleichen wir die im Haar und seiner Umgebung bestehenden Verhältnisse mit einem Hautsinnesorgan (Sinnesknospen), so zeigt sich zunächst, dass die Einsenkung in die Lederhaut nichts absolut Besonderes vorstellt, denn auch an jenen Sinnesorganen kommt es nicht selten zu einer Follikelbildung (Fig. 56). Sie kann

im Grunde auch eine Papille (*Kp*) besitzen, an welcher der Eintritt der Nerven der Sinnesorgane stattfindet (*np*). Auch Blutgefäße (*V. V*) treten hinzu. Auf der Sinnesknospenpapille erheben sich die Sinneszellen am Epithel zu dessen Oberfläche (*St*), nach außen folgen Deckzellen, deren äußerste Lagen (*He*, *Hu*) frei vorragen und in Verhornung nachgewiesen sind. Daran schließt sich die indifferentere Epidermis, an welcher nicht selten eine Einsenkung (siehe den Pfeil) gegen die Sinnesknospe vorkommt. Kommt es zu einer Rückbildung der Sinneszellen, wie ein solcher Vorgang als normaler bei jenen Organen besteht, so geht auch der Nerv verloren, die Knospenpapille führt dann nur Blutgefäße, wie die Haarpapille, bei welcher zuweilen wahrgenommene Nervenfasern jedenfalls nicht zu einem Sinnesapparat, wahrscheinlich zu Blutgefäßen gehören. Die umfänglichere Haarpapille entspricht der Bedeutung des auf ihr vor sich gehenden Processes der Haarbildung aus denselben Elementen, welche am Sinnesorgan die Deckzellen vorstellen, und deren äußerste Schicht, schon beim Sinnesorgan vorragend, lässt die *Haarscheide* mit ihren beiden Lagen (Fig. 57 *He*, *Hu*) entstehen. Diese für die Haare so charakteristische Bildung bleibt ohne jene Vergleichung absolut unerklärt. Am Sinnesorgan ein Schutzapparat, bezeugt sie am Haar dessen phylogenetische Beziehung zu ersterem. Die Wurzelscheide des Haares ist die in Vergleichung mit dem Sinnesorgan tiefer eingesenkte Epidermis, welche unten (Fig. 57 *x*) in die von der Papille getragenen Epidermismassen, von welchen Haarscheide und Haarschaft sich erheben, umbiegt.

Niemand wird annehmen, dass der Haarschaft so rasch, wie der ontogenetische Vorgang es darstellt, auch in seiner Phylogenese sich erhoben habe (!). Ein kleiner Anfang, der erst in Generationsreihen zu successiver Entfaltung gelangte, ist nothwendige Annahme. Das zeigt sich gerade aber bei den Sinnesorganen, indem nach der sensorischen Rückbildung ihre Deckzellen verhornen. Was an Nerven dem Haare zukommt, ist, mit dem tieferen Einsinken des Follikels, nur der Epidermis, der Wurzelscheide, zu Theil geworden. Die Faserhaut des Haarfollikels ist eine secundäre Bildung, die erst mit der Ausbildung der Haaranlage entstand. Es giebt noch manche andere, auch die Entstehung der Haare aus dermalen Sinnesorganen begründen helfende Thatsachen, die wir bei den Sinnesorganen berücksichtigen werden. Das Dargestellte kann genügen zur Begründung jenes Zusammenhanges und zugleich der Differenz von der Federbildung, bei welcher die mächtige Papille im Gegensatz zum Haar etwas Primitives ist. Oder ist jener Anfang zu gering, als dass man sich in der Fortsetzung des Processes das Haar entstehend vorstellen dürfte?

An die Existenz der Haarpapille ist die organische Verbindung des Haares mit dem Integument geknüpft. Der Haarpapille kommt aber wieder im Gegensatze zur Federpapille eine beschränkte Lebensdauer zu. Sie beginnt nach einer gewissen Zeit zu schwinden, wenn das Wachsthum des Haares geschlossen ist, und das Haar den Zusammenhang mit dem Grunde seines Balges verliert.

Daran knüpft sich der *Haarwechsel* der Säugethiere. Er wird damit eingeleitet, dass im Grunde des Haarbalges an Stelle der rückgebildeten, seitlich

gerückten Papille eine neue entsteht, begleitet von einer Wucherung der indifferenten Zellmassen. Daraus legt sich dann, in gleicher Weise wie das zuerst entstandene, ein neues Haar an. Dessen Hervorwachsen bringt das alte zum Ausfall.

Am *Haarbalge* gehen noch Sonderungen vor sich, von denen wir hier nur die wiederum von der Keimschicht geleitete Entstehung von *Drüsen* hervorheben, welche an der Grenze des Halses des Haarbalges zu in denselben ausmünden. Näheres s. bei den Drüsen der Haut (S. 121).

Die Haarbälge stehen in der Regel nicht senkrecht in der Haut, sondern nehmen eine schräge Richtung ein, in der auch das Haar erscheint. Diese Richtung ist eine bestimmte für die einzelnen Regionen, sie bedingt den *Strich* der Haare.

Glatte Muskulatur der Haut setzt sich auch mit den Haarbälgen in Verbindung, die dadurch bewegt werden (Sträuben der Haare).

Im Haarbalge findet auch eine Vertheilung von *Nerven* statt, welche in der der Malpighi'schen Schicht entsprechenden Zelllage endigen, während die Papille selbst, auch dadurch verschieden von anderen Hautpapillen, meist der Nerven entbehrt (S. 144). Durch jene Nerven wird das Haar, resp. dessen Follikel zu einem percipirenden Apparate neuer Art, und verschieden von dem primitiven Organe, aus dem es phylogenetisch hervorging.

Die Muskelzellen bilden Bündel und Züge (*Arrectores pilorum*), welche von der Lederhaut aus gegen den Grund des Follikels ziehen, und zwar in dem offenen Winkel, den dessen Längsachse mit dem Integumente bildet.

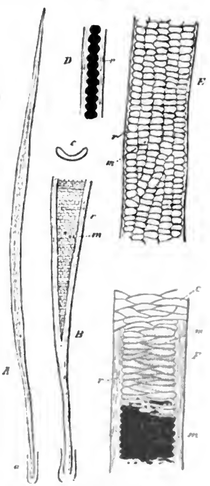
Wenn auch die Behaarung des Körpers einen Charakter der Säugethiere abgiebt, so geht dieser Zustand doch in manchen Abtheilungen verloren. So bei den Sirenen und Cetaceen. Manche der letzteren besitzen nur noch wenige Haare in der Umgebung der Nasenlöcher etc. (Mystaceten), andere besitzen vereinzelte Haare nur während der Fötalperiode (an der Oberlippe, auch am Unterkiefer) und bei den Odontoceten scheinen sie auch in jenem Stadium zu fehlen. Auch bei vielen anderen Säugethieren kommt spärliche Behaarung vor oder sie ist local gänzlich unterdrückt.

Die Ableitung der Haare von Sinnesorganen des Integuments darf nicht übersehen lassen, dass wir es in beiderlei Organen mit extremen Zuständen zu thun haben, in so fern in dem einen der Anfang, in dem anderen das Ende eines Processes liegt, von welchem uns fast alle Zwischenstufen fehlen. Sie sind mit ihren Trägern, den Vermittlern vom Amphibienzustande zu jenem der Säugethiere, untergegangen. Die Herstellung der Verknüpfung aus den Fragmenten und Spuren, welche einerseits die Structur der Sinnesorgane, andererseits die Ontogenese des Haares darbietet, ward dadurch Aufgabe der Forschung, und sie ist von Fr. Maurer gelöst (Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlagen. Morphol. Jahrb. Bd. XVIII. Derselbe, Die Epidermis u. ihre Abkömmlinge. Leipzig 1896). Ein umfängliches Referat erhebt zwar allerseits Einwände, ohne Widerlegung der Thatsachen und ohne die Folgerungen entkräften zu können, welche Maurer daraus zieht.

Eine successive Ausbildung der aus regressiv veränderten Sinnesknospen entstandenen Haare ist eine nothwendige Voraussetzung, dergestalt, dass erst an wenigen Formelementen die Verhornung begann und nach und nach andere sich anschließen ließ. Wem nur die oberflächlich betrachtete Ontogenese des Haares als Leitstern für die Phylogenese dient, der vermag nun freilich nur schwer zu verstehen, wie die wenigen verhornenden Zellen am sich rückbildenden Sinnesorgan die Anlage

eines Haarschaftes darstellen sollen, eines Gebildes, welches ja sobald in massiver Form erscheint. Aber sind nicht auch am Haar in den zuerst auftretenden Hornzellen seiner Spitze nur wenige Elemente vorhanden, die ganz allmählich zunehmen? Muss nicht auch für dieses erste Stadium ein phylogenetischer Zustand bestehen, bei welchem es wohl für lange Generationsreihen verblieb, bevor, wiederum nur stetig, ein Anschluss neuer verhornender Zellen erfolgte? Oder soll das alles und das Weitere in demselben Tempo vor sich gegangen sein, wie die Ontogenese es zeigt? Man könnte heute über eine solche Vorstellung hinaus sein. Aber es muss auch hier wieder auf das absolut Irrige der letzteren hingewiesen werden. Für jenen ersten Anfang ergeben die Amphibien vollkommen entsprechende Stadien. Auch die Einsenkung des Haarbalges hat da bereits ihren Anfang. Dass sie mit dem länger gewordenen Haarschafte bedeutender wird, ist leicht zu begreifen. Auch die Verbreitung der Haarknospen über das Integument ist als eine allmählich erfolgte zu denken. Die Umgebung des Mundes und der Augen bildet jene Localität, an welcher die Sinnesknospen der Amphibien reicher bestehen, eben so wie an der Seitenlinie, die bei Säugethieren mit dem Verschwinden des Ramus lateralis N. vagi nicht mehr bestehen kann. Vom Kopfe aus, wo an jenen bezeichneten Stellen die ersten Haaranlagen erscheinen, wird somit der Weg der Verbreitung der ausgebildeten Organe ausgegangen sein.

Fig. 58.



A Haar von Perameles obesula. *a* Theil des Haarfollikels. *B* der untere Theil eines ähnlichen Haares von demselben. *c* Querschnitt. *D* Stück eines Wollhaares von Lepus cuniculus. *E* Contourhaar von demselben. *F* Contourhaar von Antilope cervicapra. Am oberen Theile ist *c* das Oberhäutchen dargestellt, am unteren *m* Luftfüllung des Markes.

Wenn aus dem ersten Beginne der Haarbildung noch kein Schutz für den Organismus gegen Temperaturwechsel u. dergl. entspringen konnte und von diesem Gesichtspunkte aus die Weiterbildung zu nützlichen Organen unverständlich ist, so ist zu erwägen, dass ja mit der Erzeugung verhornter Gebilde auch eine Ausscheidung von Stoffwechselproducten des Organismus gegeben ist, und dass auch darin gewiss kein geringer Theil der Bedeutung des gesammten Vorganges liegt. Auf diesem Wege macht sich auch der erste Anfang desselben verständlich.

§ 65.

In den Haargebilden ergiebt sich eine bedeutende Verschiedenheit des specielleren Befundes, sowohl in der Stärke und der formalen Beschaffenheit, als in der Zusammensetzung. Sehr verbreitet ist eine Sonderung in feinere und meist auch kürzere Haare, die man *Wollhaare* nennt, von stärkeren und längeren, erstere damit überdeckenden *Contour-* oder *Stichelhaaren* (Grannen). Die letzteren führen vorzugsweise Pigment, und bedingen die Farbe des Haarkleides, auch darin eine Parallele zum Gefieder der Vögel darbietend. In der Form des Schaftes waltet die annähernd cylindrische vor, wobei wie nach der Spitze hin auch gegen die Wurzel eine Verjüngung besteht, aber in großer Verbreitung treffen

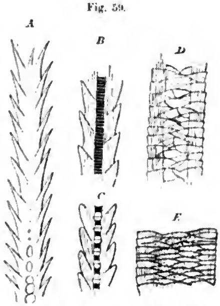
sich abgeplattete, zuweilen verbreiterte Formen. Solche bestehen schon bei Ornithorhynchus und manchen Marsupialiern (Fig. 58 *A, B, C*, hier zuweilen rinnenförmig gebildet), sind aber auch bei Monodelphen sehr häufig zu treffen.

Die oben schon aufgeführten Bestandtheile bedingen je nach ihrer Umbildung im einzelnen Haare eine Vermannigfaltigung der Structur. Je nachdem das Mark oder die Rinde vorwaltet, kommt dem Haare eine verschieden straffe Beschaffenheit zu. In den »Borsten« hat die Rindensubstanz entweder bedeutend das Übergewicht, oder das Mark fehlt ganz. In vielen Wollhaaren, aber auch in anderen besteht das Mark aus einer Längsreihe einzelner Zellen, welche bald mehr in die Höhe (Fig. 58 *D*), bald mehr in die Breite entfaltet sind (Fig. 59 *D*). Sie sind nicht selten der ausschließliche Sitz des Pigmentes (Fig. 59 *B, C*), können übrigens auch Luft führen, wie in Fig. 58 *D* bei durchfallendem Lichte dargestellt ist. Bei einer Vermehrung des Markes tritt die Rinde zurück. Die Markzellen ordnen sich in Querreihen (Fig. 58 *B*) oder schieben sich stark abgeplattet gegen einander (Fig. 58 *F*), oder es kommt eine Mehrzahl neben einander und mit ihren Enden zwischen einander eingreifenden Längsreihen von Zellen vor (Fig. 58 *E*). In Fig. 58 *F* ist die Luftfüllung mehrerer Reihen gleichfalls dargestellt.

Während die Zellstructur in der Marksubstanz auch bei deren Verhornung noch erkennbar ist, indem die Zellenwände erhalten bleiben, sind die verhornten Formelemente der Rinde bedeutender modificirt. Sie bilden zu Fasern fest mit einander verbundene Fäserchen, welche nur mit Agentien darstellbar sind. Die Fasern verleihen der Rinde in der Regel eine Längsstreifung. Bei Nagern, auch bei Wiederkäuern bildet die Rinde (*r*) häufig nur eine dünne Überkleidung des mächtigeren Markes (Fig. 58 *E*). Immer bildet sie allein die Spitze des Haares und stellt auch einzig an der Wurzel den Schaft her, so dass sie als der primitivere Bestandtheil des Haares zu gelten hat.

Das *Oberhäutchen* des Haarschaftes liefert ebenfalls einen Theil der Mannigfaltigkeit der Zustände. Immer aus dachziegelförmig sich theilweise deckenden, mit dem freien Rande distal gerichteten verhornten Plättchen zusammengesetzt, lässt es bei kleineren Elementen, welche zugleich sich dichter folgen, jene Ränder als feine über die Oberfläche ziehende Linien erkennen (Fig. 58 *F*, am oberen Theile des Haarstückes), die auch am Rande als leichte Vorsprünge sichtbar werden (Fig. 59 *D, E*). Bedeutendere Ausbildung dieser Vorsprünge lässt sie zu Zacken oder Stacheln sich gestalten, wie sie die Haare von Chiropteren auszeichnen (Fig. 59 *A*), aber auch an den Haaren mancher anderen Abtheilungen, und zwar an den Wollhaaren entwickelt sind (Fig. 59 *B, C*).

Fig. 59.

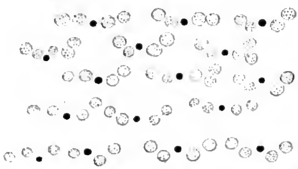


Haar von: *A* Rhinopoma, *B* Ursus arctos, *C* Mus decumanus, *D* Lemur varius, *E* Didelphys.

Im ersten Auftreten der Behaarung zeigt sich eine Reihenanordnung, die am Kopfe beginnt (MAURER). Die *Haarreihen* verhalten sich zwar verschieden, aber es ist in ihnen eine Übereinstimmung mit dem Verhalten von Hautsinnesorganen

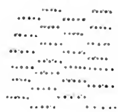
der Anamnier unverkennbar. Vom Kopfe her findet die Ausdehnung auf den Rumpf, auch auf die Extremitäten statt. Dann erfolgt eine Auflösung der Längsreihen, und es bestehen *Gruppen*, welche in den einzelnen nach den Abtheilungen sehr mannigfach, aber stets in regelmäßiger Anordnung sich darstellen (DE MEIJERE). Ein stärkeres Haar pflegt in Mitte von schwächeren oder Wollhaaren sich zu finden (LEYDIG), die wieder für sich Gruppen bilden können (Fig. 60).

Fig. 60.



Haargruppirung von Ornithorhynchus. Jedes starke Haar hat 1—3 Bündel von Büschelhaaren. (Nach DE MEIJERE.)

Fig. 61.



Haargruppirung von Tragulus javanicus. (Nach DE MEIJERE.)

Eine nähere Beziehung gewinnen die Haare zu einander durch Vereinigung der Haarfollikel. So zeigt sich dem Balg eines Contourhaares eine Anzahl von Follikeln kleinerer Haare angeschlossen, und denselben rings umgebend, durch eine gemeinsame Faserhülle verbunden (Lepus). Endlich giebt es Haare, welche in Büscheln aus einem distal mehrfach getheilten Follikel entspringen. Eine Summe von Follikeln hat hier eine gemeinsame Mündung (Carnivoren, Bradypus, Echidna, Stichelhaare von Ornithorhynchus). Diese Thatsachen sind von hervorragender Bedeutung für die Phylogenese des Haarkleides. Wir erblicken in diesen Befunden mannigfache Zustände der *Vermehrung der Haare* durch Vermehrung ihrer Follikel, denn daran, dass da, wo eine Anzahl Follikel mit einem gemeinsamen Halse ausmündet, nicht eine Follikelconcrescenz, sondern das *Ergebnis einer Sonderung* mehrerer aus einer gemeinsamen ersten Anlage vorliegt, kann kein Zweifel bestehen.

Ein Fortschritt des Sonderungsprocesses führt zum Zustande näheren Zusammenschlusses einer Anzahl discret gewordener Follikel, wovon ein neuer Zustand, benachbarte Lagerung der durch jene Sonderung selbständig gewordenen Follikel, und damit die gruppenweise Anordnung der Haare selbst sich ableitet. Diese Sonderung von Follikeln kann somit als ein Zeugnis gelten für den primitiven Vorgang, wie wir ihn für das Zustandekommen der über das Integument verbreiteten Behaarung dem Eingangs Dargelegten gemäß anzunehmen haben.

Eine etwas abweichende Constitution des Haares findet sich bei den Faulthieren (WELCKER).

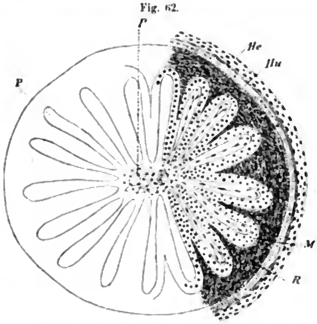
Bei Bradypus befindet sich unter dem Oberhäutchen noch eine, gleichfalls verhornte Zellschicht, die ihm desshalb anzugehören scheint, weil sie außerhalb der Faserschicht besteht. Die Zellen sind um diese in radiärer Anordnung und bilden mehrfache Lagen. Diese Schicht beginnt erst in einiger Entfernung von

der Spitze und verursacht durch ihren Luftgehalt die eigenthümliche »dürre« Beschaffenheit der Faulthierhaare. Bei Choloepus ist diese Belegschicht der Rinde minder mächtig. Sie füllt hier Längsrinnen aus, welche die Rindenschicht an ihrer Oberfläche darbietet. In wie fern solche Zustände mit gewissen, wie es scheint nur spurweise bei anderen Haaren vorkommenden Befunden in Zusammenhang stehen, bleibt künftigen Untersuchungen vorbehalten.

Von den Haaren leiten sich besondere, durch ihr Volum ausgezeichnete Gebilde ab, wie sie in den Stacheln bestehen. Ist schon durch die massivere Beschaffenheit des Schaftes in der »Borste« eine Vermittelung zu jenen umfänglichen Bildungen gegeben, so geschicht diese noch mehr durch manche andere Zwischenstufen bei den Säugethieren, denen ein Stachelkleid eigen ist. Die Stacheln ergeben sich als umfänglicher geformte Haare, welche mit letzterem im Wesentlichen den gleichen Entwickelungsgang theilen, und aus demselben Material aufgebaut sind. Das bedeutendere Volum des zum Stachel verwendeten Materials bedingt schon in der Anlage eine Verschiedenheit vom gewöhnlichen Haar, indem die Papille nicht nur größer wird, sondern auch durch Längsfaltenbildung von Seite der sie umgebenden Zellmassen sich im Querschnitte sternförmig gestaltet. Jene Faltung entspricht der reichlichen Vermehrung der Formelemente, welche in jenen Falten eingesenkt, an diesen eine größere, der Ernährung günstigere Contactfläche finden. Dass ein solcher Zustand schon an stärkeren Haaren, wie an den Borsten des Schweins, vorkommt (W. Lwoff), bildet eine Verknüpfung von beiderlei Gebilden. Es sind aber im Aufbaue des Stachels bei den verschiedenen Stachelträgern doch manche Eigenthümlichkeiten ausgeprägt, und es kommt ihnen nicht ein allgemein völlig gleicher Bau zu. Daraus ist zu folgern, dass die verschiedenen stacheltragenden Gattungen ihren Besitz nicht durch gemeinsame Ererbung von einer Urform, sondern *jede für sich* erworben haben.

Auch die Divergenz der Abtheilungen spricht das aus. Unter den Monotremen ist Echidna, bei den Insectivoren Erinaceus, Centetes und andere Verwandte, von den Nagern Hystrix und Erethizon mit Stacheln bewehrt, zwischen denen mehr oder minder Wollhaare verbreitet sind.

Fig. 62.



Querschnitt eines in Entwickelung begriffenen Stachels von Erinaceus europaeus. *P* Pulpa. *M* Mark. *R* Rinde. *He* Henle'sche Schicht. *Hu* Huxley'sche Schicht. (Nach Davies.)

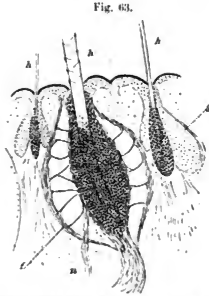
Im Baue des *Igelstachels* ergiebt sich eine radiäre Anordnung von der Rindensubstanz Fig. 62 *R*) ausgehender Scheidewände, welche die centrale Marksubstanz peripher in Lamellen zerlegen. Das leitet sich von der Ontogenese ab, indem die den Stachelkeim darstellenden Zellen unter bedeutender Vermehrung in radiäre Falten sich ordnen, durch welche die Papille in dazwischen ragende

Längsleisten sich auszieht und damit gleichfalls (im Querschnitte) sich radiär gestaltet. Während die diese Leisten der Papille dicht überkleidenden Schichten Markzellen hervorgehen lassen, bilden die mehr peripheren sammt den zwischen jenes Mark einspringenden Septen die Rindensubstanz. Wo sich mit dem Anwachsen des Stachels die Papille mit ihren Leisten zurückzieht, bilden sich von Mark umgebene Hohlräume (Pulpahöhlen). Über die Entwickelung des Igelstachels s. DAVIES, Morph. Jahrb. Bd. XV. S. 608.

Eine eigenthümliche Anordnung bieten die Stacheln bei Hystrix. Eine Anzahl von Follikeln ist in einer Querreihe unter einander enger verbunden und bildet einen nach innen ragenden schildförmigen Vorsprung des Integuments. Die benachbarten Schilder schieben sich daselbst dachziegelförmig über einander.

Die dem Haarfollikel gleich mit anderen Hauttheilen in die Wurzelscheide gelangenden Nerven lassen das Haar sammt Follikel als *Sinneswerkzeug* fungiren. Jede Berührung des Haares wird durch die an jenem Orte befindlichen Nerven percipirt. Dieses allgemeine Verhalten der Haare erfährt in bestimmten Örtlichkeiten eine besondere Ausbildung, und lässt die betreffenden Haare als Tast- oder Spürhaare unterscheiden. Solche finden sich in Verbreitung an der Oberlippe, über dem Auge, auch in der Wangenregion etc., an Stellen, welche die erste Anlage der Behaarung am frühesten zeigen, und die Annahme, dass von hier ausgehend die gesammte Behaarung erfolgte (S. 147), aufstellen ließen. Wie diese in verschiedener Anzahl vorkommenden Haare fast immer durch bedeutende Länge und Stärke ausgezeichnet sind (bei den Robben sind sie spiralig gewunden), so ist auch ihr Follikel von ansehnlichem Umfange, und wird durch Verbindung mit der Gesichtsmuskulatur *beweglich*. Dadurch wird das Haar selbst um als activ wirksame Sonde zu dienen geeignet.

Fig. 63.



Durchschnitt durch die Lippenhaut von Mus musculus. h h h Haare, das stärkere ein Tasthaar. gl Talgdrüse. f äußere Schicht der Faserhaut des Follikels. n Nerv.

Dem Follikel kommt in seiner Faserhaut die Entfaltung weiter lacunärer Bluträume zu, welche von einzelnen Bindegewebszügen durchsetzt werden (Fig. 63). Die Bluträume zerlegen die Faserhaut in eine äußere und eine innere Schicht, welch letztere die Wurzelscheide umschließt. Die Bluträume repräsentiren einen *Schwellkörper*. Auf dem Wege der diesen durchsetzenden Bindegewebszüge gelangen starke Nervenfaserbündel (n) nach innen und treten unter Geflechtbildung zu einer unterhalb des Follikelhalses gelegenen Anschwellung der Wurzelscheide, wo ein Theil zwischen den Zellen, ein anderer in reusenartiger Anordnung terminalen Verlauf nimmt (s. BONNET). Sowohl durch den Schwellkörper als auch durch den Nervenapparat wird die gesammte Einrichtung zu einem sehr empfindlichen Organ. Sie werden sämmtlich vom N. trigeminus versorgt.

Hinsichtlich des feineren Baues der Haare vergl. die histolog. Lehrbücher, ferner BRÖCKER, De text. et formatione spinarum et part. sim. Dorpati 1848. REISSNER, Nonnulla de hom. mammaliumque pilis diss. Dorpati 1853. Derselbe, Beiträge zur Kenntnis der Haare. Breslau 1854. LEYDIG in Arch. f. Anat. u. Phys. 1859. S. 677.

WELCKER, Abhandl. der naturforsch. Ges. z. Halle. IX. A. GOETTE, Zur Morphologie der Haare. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV.

Bezüglich der Spürhaare s. LEYDIG (l. c.). ODENIUS, Arch. f. mikr. Anat. II. DIETL, Sitzungsber. d. K. K. Acad. d. Wiss. zu Wien. Bd. LXIV, LXVIII. BONNET, Morph. Jahrb. Bd. IV. V. v. EBNER, Mikr. Studien über Wachsthum und Wechsel der Haare. Wiener Sitzungsber. Bd. LXXIV. Abth. III. W. LWOFF, Beitr. z. Histologie des Haares, der Borste, des Stachels und der Feder. Bull. de la soc. imp. des Naturalistes Moscou. 1884. WALDEYER, Untersuch. über die Histogenese der Horngebilde. Festschrift f. HENLE. 1882. A. STICKER, Über d. Entw. u. den Bau des Wollhaares beim Schafe. Diss. Berlin 1887. WALDEYER. Atlas d. menschl. u. thierischen Haare. Lahr 1884. MERTSCHING, Haar und Haarbalg. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI. DE MEIJERE, Over de haren der Zoogdieren. Leiden 1892; auch Morph. Jahrb. Bd. XXI. M. GÜNTHER. Haarknopf und innere Wurzelscheide des Säugethierhaares. Diss. Berlin 1895. E. B. POULTON, Struct. of the Bill and hair of ornithorhynchus. Quarterly Journal of mikr. Sc. Juni 1894. MAURER, Zur Phylogenie der Säugethierhaare. Morph. Jahrb. Bd. XX, und Epidermis. Leipzig 1895.

Hartgebilde des Integuments.

(Hautskelet.)

§ 66.

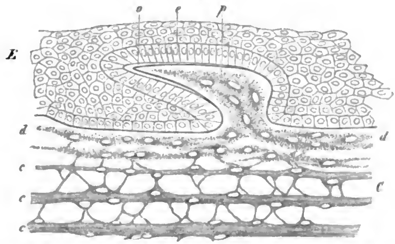
Wie das Integument seinen Werth als Schutzorgan bei den Amnioten durch Horngebilde von mancherlei Art erhöht, so tritt bei den Anamnia eine andere in gleicher Richtung wirksame Organentfaltung auf, die aber, wir werden es sehen, von umfassenderer Bedeutung ist. Denn jene Schutzfunction ist nur die erste, bei welcher die Einrichtung Verbreitung gewinnt. Von dieser Verbreitung aus erlangen die Theile *neue Beziehungen, gewinnen dabei eine allmählich vom Integumente emancipirte Stellung, und gehen in neue Organbildungen über*, die, neue Verrichtungen übernehmend, vom Ausgangspunkte oft weit entfernt sind. In diesen von ihnen erworbenen Verhältnissen spielen sie in der gesammten Organisation der Gnathostomen eine bedeutsame Rolle.

Den Anfangszuständen dieser Einrichtungen begegnen wir bei den *Selachiern* zuerst. Hier entstehen Erhebungen auf der Lederhaut, Papillen, welche, nach einer Richtung (distal) sich neigend, die Anlagen von Hartgebilden vorstellen. Das Innere dieser Papillen einnehmende Formelemente lassen *Zahnbein, Dentin*, entstehen, in welchem die Zellen in verzweigten Canälen Fortsätze bilden, indess von der Epidermis her eine als *Schmelz* oder *Email* bezeichnete Schicht (*o*) darüber gelagert wird, die als Ausscheideproduct eines Epithelstückes der basalen Epidermisschicht (*e*) erscheint, welche das Zähnchen überkleidet. Die Schmelzsubstanz hat aber nur im Allgemeinen Übereinstimmung mit der gleichnamigen Substanz der höheren Wirbelthiere. Ein solches Hautzähnchen wird zum Placoidorgane, indem, an die Dentinsubstanz angeschlossen, in den benachbarten Coriumschichten Ossification anhebt, durch welche eine Strecke der Lederhaut in

eine jetzt das Zähnchen tragende Platte umgewandelt wird. Damit kommt zum Aufbaue eines solchen Organs eine dritte Substanz, *Knochensubstanz*, in Verwendung.

Wenn man nun aus den bisherigen Erfahrungen die einander verwandten Gewebe des Dentins und des Knochengewebes im Corium ihren Mutterboden finden lässt, so ist es doch zur Frage geworden, ob auch die jenen Bildungen dienenden Formelemente solche des Coriums seien und nicht aus der Epidermis ausgewanderte Zellen. Das Bestehen einer die oberste Lage des Coriums dar-

Fig. 64.



Senkrechter Schnitt durch die Haut eines Haiembryo. *C* Lederhaut. *c, c, c* Straten derselben. *d* subepidermale Schicht. *p* Papille. *E* Epidermis. *e* Cylinderzellenschicht derselben. *o* Schmelzschicht. (Nach einem Präparat von O. Hertwig.)

stellenden Zellschicht (O. Hertwig) unterstützt die Annahme von der Einwanderung (Klaatsch), denn die wirkliche Coriumbildung beginnt mit der Sonderung einer äußersten Schicht von Bindegewebe (S. 84).

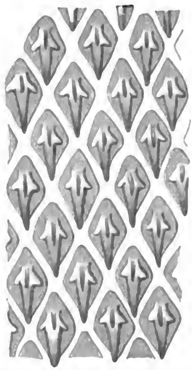
Wir können es also für jetzt als Hypothese betrachten, dass die Hartsubstanzen auch alle ectodermalen Ursprunges sind, gewissermaßen aus einer und derselben *Basalschicht* der Epidermis hervorgehen. Die eine begreift das Email oder den *Schmelz*, welchen die in ihrer Lage gebliebene Schichtenstrecke liefert, die andere umfasst das aus dem abgelösten Zellmaterial entstammende *Dentin* und die *Knochensubstanz* der Basalschicht. Diese beiden sind in engster morphologischer Verwandtschaft, sowohl durch ihre histologische und chemische Beschaffenheit, als auch durch ihre Genese, sie sind aber ebenso wieder verschieden vom Schmelz, so dass daraus eine Instanz für die Annahme einer auch verschiedenen Genese entstehen konnte.

In der Gesammterscheinung liegt ein bereits außerordentlich complicirter Process vor, welcher eine sehr weite Entfernung von seinem Ausgangspunkte erkennen lässt. Liefert der Vorgang auch die uns bekannten niedersten Befunde des dermalen Skeletes, so ist er desshalb doch noch nicht als ein »Anfang« im absoluten Sinne zu betrachten. Denn die Veränderung, welche in der Auswanderung unter die Epidermis gegeben ist, kann doch nicht als plötzlich, mit einem Schlage entstanden,

sondern vielmehr nur als eine successive, erst in langen Zeiträumen erfolgte gedacht werden.

Solche Organe bilden bei den Haien eine im gesammten Integumente verbreitete Bedeckung, welche nach ihrer Ausbildung unter mehr oder minder vollständigem Verluste der Epidermisbekleidung unmittelbar an die Oberfläche gelangen kann, und zunächst dem Schutze dient. Die Gestalt dieser Hartgebilde variirt, besonders an dem über der Lederhaut befindlichen freien Abschnitte, indess die Basalplatte minder variabel, in der Regel rhomboidal gestaltet ist. Jener freie Theil ist bald blattförmig verbreitert, bald hakenförmig gekrümmt, mit einfacher Spitze, oder außer dieser noch mit Nebenspitzen versehen.

Fig. 65.



Hautzähnchen von Centrophorus calceus, von der Oberfläche gesehen (schwache Vergrößerung).

Die Anordnung folgt schrägen Linien (vergl. Fig. 65), welche, sich kreuzend, in der Richtung mit jenen der Faserzüge der Coriumlamellen übereinstimmen. So bilden sie, ohne die Beweglichkeit zu beeinträchtigen, einen mächtigen Schutzapparat, dessen Bestandtheile schon bei den Haien innerhalb der oben erwähnten Formen manche locale Modificationen eingehen, so z. B. an den Flossen und am Kopfe. Bei den Rochen sind sie an Zahl und Verbreitung reducirt, aber die erhaltenen sind oft von bedeutendem Umfange und bieten bei allgemeinem Festhalten an der Structur alle Übergänge von einfacheren Bildungen zu mächtigen Stacheln dar. Solche sind auch bei Haien in der Rückenflosse ausgebildet (Dornhaie) und bleiben auch bei manchen jener Rochen am Schwanze erhalten, deren Integument sonst alle Hartgebilde verloren hat (Trygon, Myliobates). Bei anderen Rochen fehlen auch diese Gebilde (Torpedines).

In diesen Umbildungen von Placoidorganen ist aber auch der ontogenetische Gang bedeutend modificirt, und es erfolgt deren Anlage nicht mehr so oberflächlich wie bei den über den Körper verbreiteten, sondern in der Tiefe des Integuments. Letzteres bildet dann einen noch längere Zeit sie bedeckenden Überzug, welcher auch über einem großen Theil des Stachels sich forterhält. Ob die den Schmelz der Hautzähnchen liefernde Epithelstrecke sich gleichfalls mit einsenkt, ist zweifelhaft. Diese Stachelbildungen dürften somit recht extreme Zustände vorstellen.

Die Zahl der zuerst entstehenden Placoidschüppchen ist viel geringer, als die der später vorhandenen. Die Vermehrung geschieht durch Bildung neuer zwischen den älteren. Wahrscheinlich erfolgt auch so ein Wiederersatz verloren gegangener. Denn man findet selbst an erwachsenen Thieren nicht bloß ältere defect gewordene Placoidschüppchen, sondern auch jüngere Formationen vor. Der gesammte Placoid-

panzer erscheint einer fortwährenden Regeneration unterstellt, wozu die schon frühzeitig aufgetretene subepidermoidale Lage das Material bildet. Da die Gesammtheit der in späterer Lebenszeit vorhandenen nicht mit einem Male, sondern successive entstand, dürfen wir annehmen, dass auch den erst auftretenden phylogenetisch eine solche Entstehung zukam, und dass die Verbreitung über das ganze Integument einen secundären Vorgang bildete.

Für die Structur der Basalplatte ist noch das Verhalten des die Pulpa des Placoidschüppchens führenden Canals beachtenswerth. Derselbe besitzt sehr regelmäßig noch eine Öffnung am Halse des Schüppchens und bietet nicht selten auch *Verzweigungen* dar, die in der Platte sich verbreiten.

Außer den Formveränderungen, welche die Placoidschüppchen ohne Aufgeben der charakteristischen Gestalt darbieten, treten andere auf, welche weiter vom ursprünglichen Ausgangspunkte sich entfernten. Manchen Haien kommen an Stelle der Schüppchen größere Stacheln zu. Solche bestehen auch von verschiedenem Umfange bei manchen Rajae, und an bestimmten Örtlichkeiten sitzt der oft kleine Stachel einer großen Basalplatte auf, welche damit den bedeutendsten Bestandtheil bildet. Eine andere Umbildung der Placoidorgane ist bei *Pristis* vorhanden, dessen Kopfskelet am Rostrum beiderseits mit mächtigen, auch tief eingesenkten Zähnen besetzt ist.

Stachelbildungen eigener Art stellen die oben in den Rückenflossen erwähnten vor. Sie finden sich in Verbindung mit knorpeligen Skelettheilen (Flossenstrahlen). Ein aus Dentin aufgebauter Stachel umscheidet den Knorpel und leitet seine Genese von den Osteoblasten ab, wie denn auch die erste Anlage dieses darstellt. *Der Knorpel bietet hier für den Aufbau eines Hartgebildes eine Unterlage,* welcher das, obwohl aus einem Placoidschüppchen entstandene, Gebilde sich angepasst hat. Die gewonnene Unterlage befähigt das Organ zum Widerstande. Es ist dieses, wenn auch nur vereinzelt vorkommende Verhalten von größter Bedeutung, denn es liegt darin ein Vorspiel zu umfassenderen und tiefer eingreifenden Veränderungen, welche am Knorpelskelet im Bereiche der Gnathostomen sich ferner ereignen. Jene Stachelbildungen, wie sie bei manchen Haien (Acanthias, Spinax, Centrophorus) u. A. bestehen, sind bei Rochen am Schwanze oft zu gewaltigen, wieder mit Haken besetzten Waffen ausgebildet. Sie geben Zeugnis für die allgemeine Verbreitung des Placoidkleides, welches nur den Torpedines ganz abhanden kam. Dass auch die *Chimären* Placoidschüppchen besaßen, lehren deren Rudimente, die sich in dem Begattungsorgan erhalten haben, so wie auch der Stachel vor der Rückenflosse.

Auf Rechnung der Placoidschüppchen kommt noch die Entstehung eigenthümlicher, in den Flossen der Haie vorhandener Gebilde, der sogenannten **Hornfäden**, durch welche der Stützapparat der Flossen vergrößert wird. Es sind lange, gelblich oder bräunlich gefärbte, terminal verjüngte Fäden, welche, dicht bei einander liegend, jeder durch Bindegewebe vom Nachbar getrennt, auf beiden Seiten der Flosse im Corium des Integuments liegen. Sie nehmen die Stelle ein, welche die tiefe Lage der Basalplatte der Placoidschüppchen bildet, und gehen structurlos, wie sie sind, und nur concentrische Schichtungen homogener Substanz aufweisend, aus einer Abscheidung hervor, für welche wieder die gleichen Formelemente in Anspruch zu nehmen sind (H. Klaatsch).

Die Substanz der Hornfäden ist chemisch dem Elastin verwandt, daher als Elastoidin bezeichnet. Krukenberg, Mittheil. der Z. Stat. in Neapel. Bd. VI.

Der Reichthum mannigfaltiger Organe, die in den Placoidschüppchen des Integuments ihre Quelle besitzen, ist mit dem in der Kürze Vorgeführten nicht erschöpft. *Eine wichtige Kategorie von Organen entspringt eben daraus, die* **Zähne**

des Gebisses. Für die Phylogenese dieser Hartgebilde, wie auch für das Verständnis von deren Ontogenese sind jene Hautzähnchen von fundamentaler Bedeutung. Die Selachier haben uns den Zustand bewahrt, welcher die Urgeschichte des Gebisses vollkommen erleuchtet. Wie das äußere Integument mit dem Ectoderm sich in die Mundbucht fortsetzt, die Kiefer überkleidend, so setzt sich mit ihm auch die Bildung von Placoidschüppchen fort, welche auf der Höhe der Kieferränder *Zähne* vorstellen. Von den außerhalb gebliebenen, in gar nichts Wesentlichem unterschieden, gewinnen sie hier *mit der Übernahme einer neuen und wichtigen Function* allmählich eine besondere Ausbildung, wobei immer der vom Schmelz überzogene Theil den wichtigsten, die *Krone* bildet, indess die Basalplatte der Befestigung dient. Die Ausbildung geschieht in mannigfaltiger Art, von der wir hier nur die Entstehung neuer Spitzen hervorheben. Die meist nur wenigen der Placoidschüppchen sind nicht selten bedeutend vermehrt, ohne dass dadurch die Ableitung von jenen beeinträchtigt wird. Die Entstehung solcher Formen durch Concrescenz mehrerer Schüppchen bleibt ausgeschlossen, was auch ontogenetisch bestätigt wird. Somit ist für die Selachier zu erweisen, dass deren Gebiss aus jenen Integumentgebilden hervorging. Da wir aber hier den ersten wirklichen Zähnen begegnen, von welchen alle anderen sich ableiten, und in unteren Abtheilungen noch in manchen Punkten offen liegende Beziehungen zu jenen bestehen, *findet der gesammte Apparat des Gebisses der gnathostomen Vertebraten hier im Integumente der Selachier seinen Ausgangspunkt* (s. beim Darmsystem).

Durch die Entstehung von Placoidzähnchen im Integumente giebt dasselbe nicht nur besonderen Organen Entstehung, die sich direct von jenen herleiten, sondern es wird auch zum Mutterboden für Hartgebilde, welche aus dem Gewebe der Basalplatte entstehen. Solche kommen vor Allem am Kopfe, aber auch anderwärts zur Ausbildung. Hier gestalten sie sich zu Einrichtungen, welche bei dem inneren Skelete zu betrachten sind. *Damit wird für das Integument eine regionale Sonderung vollzogen*, und wir treffen fernerhin bei den Fischen vom Zustande der Placoidorgane nicht sehr weit entfernte Gebilde verbreitet, während am Kopfe andere Verhältnisse obwalten. Mit der Entstehung der Placoidschüppchen hat sich somit ein weites Feld für zahlreiche neue Sonderungen eröffnet, von denen ein nicht geringer Theil in der Organisation der Wirbelthiere allmählich zur Herrschaft gelangt.

Das plastische Material für die Entstehung der Placoidorgane ward von uns als Ausscheidung von Zellen betrachtet, welche alle wir als wahrscheinlich der Epidermis entsprungen anführten. Für den Schmelz besteht kein Zweifel an der ectodermalen Genese. Für Dentin und Knochensubstanz, die beide zusammengehören, liegen die Thatsachen auf minder festem Boden, da gegen den Übertritt von Epidermiszellen ins mesodermale Corium Einsprüche erhoben wurden. Dies mag gewiss für die bezüglichen Fälle der Beobachtung Berechtigung haben, allein bei einer Sache von so großer principieller Bedeutung ist die Frage nicht gleichgültig, ob bei jenen Objecten nicht bereits veränderte Zustände vorlagen, d. h. solche, bei welchen die ectodermale Auswanderung bereits vollzogen war. Das ist um so mehr ins Auge zu fassen, als der Entstehungsmodus der Hautzähnchen nicht bei allen Haien ein

völlig gleicher ist und Heptanchus, auch noch Acanthias, etwas andere Verhältnisse bieten, als z. B. Mustelus. Bei Heptanchus scheinen primitivere Zustände obzuwalten, und *hier* ist die Angabe von KLAATSCH von dem Austritte basaler Epidermiszellen *nicht* widerlegt worden.

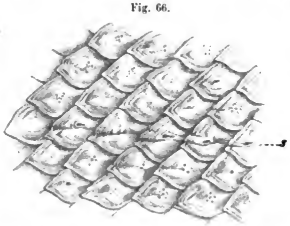
Wenn auch die Nothwendigkeit erneuter Untersuchung zuzugeben ist, so kann damit die Frage doch keineswegs als eine zu Gunsten des Mesoderms entschiedene gelten. Sie bildet vielmehr ein Problem. Dass auch noch bei Amphibien eine subepidermoidale, ihre Zellen aus der Epidermis beziehende Schicht besteht (MAURER), ist für die einschlägigen Fragen nicht ohne Bedeutung.

Über die Placoidbildungen s. L. AGASSIZ (Poissons fossiles, ferner W. C. WILLIAMSON, On the Microscop. Structure of the Scales and dermal teeth of some Ganoid and Placoid Fish. Philos. Transact. 1849. A. BRACKEL, De cutis organo quorundam animalium ordinis Plagiostomorum disq. micr. Diss. Dorpati 1858. O. HERTWIG, Über Bau und Entw. der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jen. Zeitschr. Bd. VIII. C. BENDA, Die Dentinbildung in den Hautzähnen der Selachier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX. H. KLAATSCH, Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. Morph. Jahrb. Bd. XVI. Derselbe, Über die Herkunft der Scleroblasten. Morph. Jahrb. Bd. XXI.

§ 67.

Indem wir fernerhin von den in fremde Dienste getretenen Hartgebilden (S. 154) absehen, bleiben uns hier die vorwiegend am Rumpfe verbleibenden zur näheren Beurtheilung. Bei den den Selachiern nächststehenden Fischen hat sich eine Umwandlung der Integumentgebilde vollzogen. Wir treffen bei den in überaus divergenten Gattungen uns erhaltenen Ganoiden, Fischen, denen wir hier die *Crossopterygier* anreihen, Hartgebilde als massive Platten in denselben diagonalen Reihen geordnet, wie die Placoidorgane der Selachier. Sie stellen in niedersten Zuständen (Acanthodes) sehr kleine und quadratische Gebilde dar, welche bei den meisten in rhomboidaler Form und durch bedeutendere Größe ausgezeichnet, in dichterem Anschlusse an einander, einen *Hautpanzer* zusammensetzen. Viele Abtheilungen fossiler Formen waren dadurch ausgezeichnet. Eine die Ganoidschuppe bedeckende Schicht als »Schmelz« gedeutet, wurde als charakteristisch angenommen. Diese in die Lederhaut eingesenkten rhomboidalen Platten bieten in der Art ihrer Beziehung zu einander Verschiedenheiten. Beim Bestehen eines Zwischenraumes gegen die Nachbarplatten bietet die Begrenzung keine Auszeichnung. Eine solche tritt bei dichterem Anschluss am Vordertheile der Platte auf, indem diese dorsal und ventral mit einem Fortsatze unter die beiden angrenzenden Platten tritt. Auch gelenkartige Verbindungen sind bei fossilen Formen beobachtet.

Fig. 66.

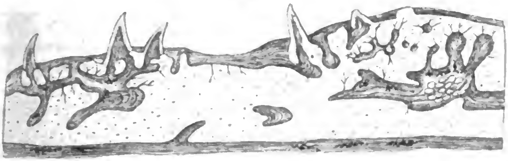


Eine Strecke des Hautpanzers von der Seite des Rumpfes von Polypterus bichir. *s* Seitenlinie.

Die Platte wird entweder von einem oder einigen Canälchen durchsetzt (*Le-*

pidosteus), welche in der Mitte emportreten, oder sie ist durchzogen von einem Canalnetze (Polypterus). Ihre Substanz bildet dasselbe Gewebe wie in der Basalplatte der Selachier. Dieser die Hauptmasse jeder Platte darstellende Theil ist oberflächlich von einer in manchen Localitäten des Körpers mit Vorsprüngen besetzten Schicht überkleidet, die jedoch kein »Schmelz« ist, die *Ganoinschicht*. Ihre Entstehung giebt sich zu erkennen, indem nach der Anlage der Basalplatte

Fig. 67.

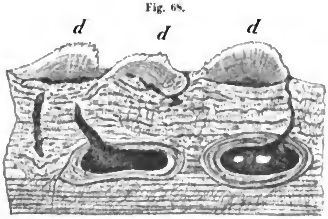


Querschnitt durch einen Belegknochen des Schultergürtels von Polypterus. (Nach O. Hertwig.)

über derselben eine Anzahl von *Hautzähnchen* in gleicher Weise wie bei Selachiern zur Entfaltung gelangt (O. Hertwig). Diese schließen sich mit ihrer Dentinstütze der Oberfläche der Basalplatte an, und lassen mit ihren Basen zusammenfließend, die *Ganoinschicht* entstehen. *Diese entspricht somit dem Dentingerüst der Placoidorgane.* Diese Beziehung zu Hautzähnchen zeigt sich in mannigfaltiger Weise.

Während die schmelztragenden, mit einer Pulpahöhle versehenen Zähnchen der Lepidosteusschuppe verloren gehen, haben sich bedeutende Reste davon als Höcker und Vorsprünge an den Hautplatten vieler Crossopterygier erhalten (Williamson) und bezeugen durch Pulpahöhle wie Dentinstructur ihre Abstammung. Dadurch wird auch die Ganoinschicht bei Polypterus, einer lebenden Form aus einer früher reich verzweigten Abtheilung, von jenen Beziehungen zu Hautzähnchen ableitbar.

Fig. 68.

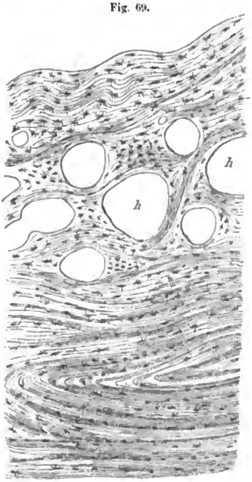


Schliff aus dem Kiemendeckel von Macropoma Mantelli. 25/1. *d, d, d* Hautzähnchen. (Nach Williamson.)

Wenn wir die mächtige aus geschichteter Knochensubstanz bestehende Grundlage der Schuppe der Basalplatte der Placoidorgane der Selachier vergleichen, und eine Mehrzahl von Hautzähnchen in ihrem Bezirke zur Anlage kommen sehen, so ergiebt sich daraus eine zu Stande gekommene zeitliche Sonderung in der Ontogenese beider. *Auf die Basalplatte fällt bei den Ganoiden der Schwerpunkt der Function.* Sie legt sich früher an als der Spitzentheil und gewinnt zugleich eine

bedeutendere Ausdehnung als bei Selachiern. Neben ihr kommt es dann zur Bildung von Zähnchen, denen die Basalplatte zugetheilt wird. Dass die letztere jedoch einer einzigen Placoiden-Basalplatte homodynam ist, bezeugt bei Lepidosteus der sie ventral durchsetzende Canal, welcher bei der Placoidschuppe in die Pulpahöhle führte. Damit ist ein Zustand entstanden *mit einer scheinbar neuen Einheit, die sich aus einer einzigen Basalplatte mit einer Summe von Zähnchen constituirte. In der Einheitlichkeit der Basalplatte ist aber der alte Zustand erhalten geblieben.* Wie dieser nach unten hin seine Anschlüsse hat, so entspringt ihm auch eine große Mannigfaltigkeit anderer Formen von Hautgebilden des Integumentes. Bevor wir diese betrachten, werfen wir einen Blick auf theilweise Rückbildungen, die schon innerhalb der Ganoiden bestehen.

Fig. 69.



Theil eines Durchschnittes durch eine dermale Knochenplatte von Acipenser sturio. *h* Hohlräume.

Unter den lebenden Ganoiden mit Knorpelskelet sind bei den *Stören* Strecken des Integuments mit rhombischen Knochentafeln gepanzert. Sie laufen in der Mitte in einen Stachel aus. In der dorsalen Medianlinie wie auch seitlich bilden sie Längsreihen, zwischen welchen nur kleine, mit den anderen stark contrastirende Plättchen verbreitet sind. Diese lassen gleichfalls noch Rhombenform wahrnehmen und bieten gegen den Schwanz zu dieselbe regelmäßige Anordnung in diagonalen Reihen. Solche kleine Plättchen sind auch bei den Spatularien erhalten, während große Tafeln nicht mehr vorhanden sind, und tragen auch eine stachelförmige Erhebung. Die bei anderen Ganoiden auch im Umfange vorwiegend gleichartigen Hautplatten sind also bei den Stören nach dem Volum differenzirt und wir sehen sie zu mächtigen Platten ausgebildet, die durch den bei den Anderen vorhandenen Zustand von einer Basalplatte der Placoidschuppe sich ableiten.

Der Austritt des hinteren Theiles der Placoidschuppe aus dem unmittelbaren Anschlusse an die Vorderränder der folgenden lässt eine Sonderung an der Schuppe hervorgehen. Der hintere Abschnitt gewinnt, wie schon bei Polypterus angedeutet (Fig. 67), eine freiere Entfaltung und beginnt die vorderen Abschnitte hinterer Schuppen zu überlagern. Damit wird *am Schuppenkörper* ein *freier* und ein *gedeckter Theil unterscheidbar.* Für beide entsteht mit der Entfernung von der beschränkenden Umgebung eine Ausbreitung unter allmählichem Verluste der Rhombenform. So sind unter den Crossopterygiern bei den Cyclodipterinen nur

wenig, bei den Coelacanthinen vollständiger gedeckte Cycloidschuppen entstanden. Auf dem freien Theile der Schuppe blieben bei manchen die oben erwähnten Zähnchen erhalten.

Noch mancherlei complicirtere Zustände des Hautpanzers sind bei fossilen Formen in Verbreitung, so bei den Placodermen mit Cephalaspiden und Pteraspiden, bei denen vom Kopfe aus große Panzerplatten auf den Vordertheil des Rumpfes sich erstrecken und auch der Brustflosse zugetheilt sind (Pterichthys).

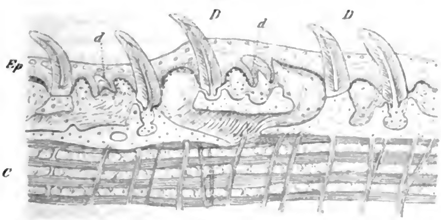
In der feineren Structur der Ganoidschuppe ergeben sich viele Besonderheiten für die Einzelbefunde, wobei einmal das verschiedene Maß, mit welchem die Lederhaut in der Schuppe aufgenommen ist, dann aber auch das Verhalten der sie aufbauenden Gewebe eine Rolle spielt. Was wir schon bei den Placoidorganen als Dentin- und als Knochengewebe in einander übergehend, d. h. noch nicht scharf gesondert antrafen, steht auch hier noch auf indifferenter Stufe, indem es manche intermediäre Beschaffenheit erscheinen lässt. Siehe bezüglich der histologischen Verhältnisse das Stützgewebe beim Skeletsystem.)

L. Agassiz, Poissons fossiles. W. C. Williamson, l. c. und Investigations into the structure and development of the Scales and bones of Fishes. Philos. Transact. 1852. P. II. F. Leydig, Histolog. Bemerk. über d. Bau von Polypt. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. V. Reissner, Über die Schuppen von Polypterus u. Lepidost. Arch. f. Anat. u. Phys. 1859. O. Hertwig, Über das Hautskelet der Fische. Morph. Jahrb. Bd. II u. V. H. Klaatsch, op. cit.

§ 68.

Noch bedeutender ist die Divergenz der Hautskeletbildungen, welche von den Ganoiden aus auf die Teleostier sich verbreiteten, und noch in deutlichen Anschlüssen zu erkennen sind. Das Bestehen von *Hautzähnchen, mit Dentin und*

Fig. 70.

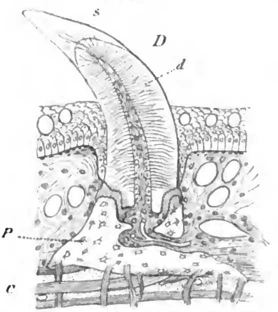


Durchschnitt durch ein Stück Bauchhaut von Hypostoma. *Ep* Epidermis. *C* Corium. *d* Anlagen von Zähnchen. *D* ausgebildete Zähnchen. (Nach O. Hertwig.)

einer Schmelzbekleidung ausgestattet, erweist bei einer Abtheilung der Siluroiden, den *Panzerwelsen*, die Erhaltung eines alten Zustandes auch unter den Teleostiern. Es wird dadurch nicht bloß an Lepidosteus, wo wir solche Zähnchen als transitorische Bildungen sahen, sondern auch an jene Ganoiden erinnert, an denen sie dauernd mit der Schuppenplatte verbunden sind. Die Übereinstimmung betrifft auch die Selbständigkeit der Genese der Zähnchen und der Platte. Aber es

besteht die Differenz von Lepidosteus, dass die Zähnchen zum Aufbaue der Platte nicht beitragen, indem sie auf knöchernen Sockeln der Unterlage beweglich durch Bindegewebe verbunden sind (Hypostoma, Callichthys). Die Platte ergiebt sich dadurch nicht als das Product der Zähnchen, wie sie es bei den Placoidschüppchen der Selachier war, sie ist, wie schon bei den Ganoiden hervorgehoben, von jenen emancipirt. Aus dieser erlangten Unabhängigkeit beider Theile entspringt die Anfügung auch mehrerer Zähnchen an eine Platte, deren kleinste ein einziges Zähnchen tragen.

Fig. 71.



Ein einzelnes Hautzähnchen von Hypostoma. *P* Basalplatte. *C* Corium. *D* Zähnchen. *s* Schmelz. *d* Dentin. (Nach O. Hertwig.)

Hinsichtlich der Vergleichung der Platten, die eine bedeutende Größe erreichen können, ist die Frage, ob sie den in der Ganoidschuppe begründeten Einheiten entsprechen, nur für die kleinen Platten mit einiger Sicherheit zu beantworten. Für die größeren muss es unentschieden bleiben, da bei ihnen sicher Concrescenzen bestehen. Bei Siluroiden ist also ein Rest der Placoidzähnchen erhalten geblieben, welcher sich mit Knochenplatten im Integumente verbindet.

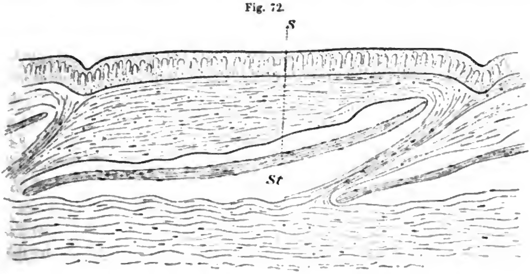
In den knöchernen Platten des Hautpanzers bestehen Canäle, die sie durchziehen; die Grundsubstanz enthält Knochenkörperchen und ergiebt sich in Lamellen geschichtet. Knochenplatten kommen auch im Integument anderer Siluroidengruppen vor, z. B. im Nacken von Doras und Synodontis, bei ersterer auch eine Reihe von der Seite des Körpers an den Schwanz. Da die Siluroiden mit anderen Physostomen, die ein Schuppenkleid tragen, in naher Verwandtschaft stehen, muss für alle ein gemeinsamer Ausgangspunkt bestanden haben, welcher jene Zähnchen auch in Beziehung zu den Schuppen besaß. Von diesem Zustande haben sich die Siluroiden abgezweigt und bei den Loricariern ist unter Erhaltung der Zähnchen nur eine Umgestaltung von deren früherer Unterlage in die knöchernen Panzerplatten erfolgt.

Bei den übrigen Teleostiern haben die Hautzähnchen ihre Rolle ausgespielt. Sie kommen nicht mehr zur Anlage; aber das Gewebe, welches die Dentinstütze der Zähnchen geliefert hatte, erhält sich noch in Function, und betheiligt sich am Aufbaue der Schuppe, wenn es auch nicht mehr »Dentin« im strengen Wortsinne ist, welches es hervorbringt. Sehen wir doch auch bei Selachiern jene Substanz nicht als eine specifische, von der Knochensubstanz streng zu sondernde an. Auch in anderen Verhältnissen ist der Zusammenhang mit niederen Formen nicht verloren gegangen. Im Verbindungsgliede zwischen Ganoiden und Teleostiern, *Amia*, begegnen wir einer Schuppenform, welche zu dem Teleostierzustande gelangt ist. Während fossile Verwandte von Amia Rhombenschuppen tragen, ist die lebende Form mit *Cycloidschuppen* versehen.

Wie die Composition der Schuppe lehrt, ist der Aufbau ein anderer als bei den Cycloidschuppen der Crossopterygier, und die Ähnlichkeit der Formen ist das Resultat convergenter Entwickelnng, die aus der Gleichheit der Bedingungen entsprang.

Zwei Schichten differenter Abstammung sind unterscheidbar. Eine oberflächliche ist mit Leistenvorsprüngen versehen, und führt Knochenkörperchen, während eine tiefere mit lamellösem Baue nnr in ihren unteren Lagen Knochenkörperchen führt, aus sclerosirtem Bindegewebe hervorgegangen. Beide Schichten kehren bei Teleostiern wieder. Hier ergiebt die Anlage der Schuppen noch die gleiche Anordnung in diagonalen Reihen wie bei Ganoiden und Selachiern; auch eine annähernd rhomboidale Gestalt ist erkennbar, und zwischen den älteren kommen wie bei Selachiern neue zur Anlage (Forelle, KLAATSCH). Diese Anlage bildet die oberflächliche Schicht, welche in der obersten Schicht der Lederhaut in einem

Fig. 72.



Durchschnitt durch die Haut eines Teleostiers. *St* Schuppentasche. *S* Schuppe.

taschenartigen Raume (*Schuppentasche*) (Fig. 72 *St*) entsteht. Ein Haufen von Zellen (Scleroblasten) verbreitet sich snbepidermoidal und eine oberflächliche Lage derselben scheidet die obere Schicht der Schuppe ab, indess die untere Lage faseriges Bindegewebe entstehen lässt, welches sclerosirt. Je nachdem von der oberen Lage aus Zellen mit in die abgeschiedene Substanz gelangen, kommt in derselben der Anschein von Knochengewebe zu Stande. So bestehen Schuppen mit Knochenkörperchen in dem Relief der obersten Schicht vielfach bei Teleostiern, wenn anch minder zahlreich als bei Amia.

Eine Andeutung des früheren Zustandes hat sich auch in der *Anordnung* der kleinen Knochenplättchen bei manchen Hypostoma-Arten erhalten. Sie können hier inselartige Gruppen bilden (Fig. 73 *s*), die Schüppchen in schrägen Reihen angeordnet, in völliger Übereinstimmung mit der Disposition der Schuppen der Ganoiden. Indem in der Nachbarschaft ganz andere Schuppenbildungen bestehen (s. Fig. 73), werden jene als Überbleibsel einer älteren Körperbedeckung zu gelten haben. In welcher Weise der nene Zustand aus dem alten hervorging, ist nicht ermittelt. KNER hat den von ihm bildlich dargestellten, wie mir scheint sehr wichtigen Befund, den

ich in der Figur wiedergebe, nicht näher berücksichtigt (Denkschr. d. Wiener Acad. M.-Nat. Cl. Bd. VII. Taf. II Fig. 3). Es scheint mir übrigens keineswegs sicher, dass ein normaler Zustand vorliegt, es dürfte sich vielmehr um einen partiellen Rückschlag handeln.

Fig. 73.



Vordertheil des Körpers (Unterseite) von Hypostoma auroguttatum. S Rhomboidschuppen. (Nach Kner.)

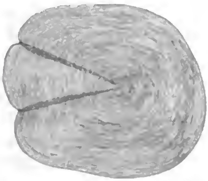
Von den beiden Schichten *entspricht die oberflächliche der Ganoinschicht der Ganoidenschuppe* und damit auch der obersten Schicht der Basalplatte der Placoidschuppe. Die untere Schicht dagegen scheint mir neuer Erwerb. Man darf diese Schicht aber doch bei ihrer fibrillären Beschaffenheit mit der Basalplatte der Ganoidenschuppe vergleichen, wenn sie auch nicht an das Derma im Anschlusse sich findet und von der Wand der Schuppentasche durch die sie erzeugende Zelllage getrennt wird. Denn diese ist dasselbe Scleroblastenmaterial, welches auch bei den Selachiern die Basalplatte entstehen ließ. Der durch die freie Lage der Schuppe in ihrer Tasche ausgesprochene Zustand ist das Ergebnis einer anderen Vertheilung der Scleroblasten. Wie die Schuppe nach der Peripherie zu sich vergrößert und dadurch zur Überlagerung der folgenden gelangt, *so besteht auch ein Mittelpunkt, welcher der Stelle entspricht, an welcher bei der Placoidschuppe das Zähnchen sich erhoben hatte.* Die Schuppe zeigt sich auch in diesem Verhalten als einheitliches Gebilde. Mit der Überlagerung sondert sich ein freier und ein gedeckter Theil, von welchen der letztere in der Regel der umfänglichere ist. Beide sind auch im Relief von einander unterschieden. Sowohl feine Furchen als dazwischen befindliche Leistchen in mehr oder minder concentrischer Anordnung zeichnen bei vielen Schuppen die gedeckte Fläche aus, sie sind wie mannigfaltige Bildungen in der nicht gedeckten Fläche das Product der oberflächlichen Scleroblastenschicht.

Das nähere Verhalten dieses Reliefs kann bei seiner Mannigfaltigkeit nur in der Kürze berührt werden. Durch die radiären Furchen werden die concentrischen Leisten in einzelne Felder geschieden, welche vom Mittelpunkte der Schuppe ausgehen. Diese Felder sind an dem Vordertheile der Schuppe ziemlich zahlreich, nach dem oberen und unteren Abschnitte (die Schuppe in der Lage an der Körperseite gedacht) verwischt, und hier laufen Leistchen mehr oder minder continuirlich, wieder dem freien Rande parallel (Fig. 74). Bei vielen Cycloidschuppen greifen sie von da aus auch auf den hinteren, ungedeckten Theil der Schuppe über. Bei anderen

zeichnet diesen ein besonderes Relief aus. Die Leistchen sind aufgelöst in kleinere Vorsprünge mannigfaltiger Art. Die Auflösung knüpft nicht selten an die Bildung ähnlicher Radiärfurchen an, wie sie am gedeckten Abschnitte erwähnt sind (z. B. bei manchen Cyprinoiden).

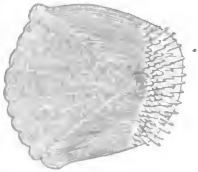
Die Höckerchen der ungedeckten Fläche sind in sehr variabler Ausbildung und gehen oft, in deutlich radiären Reihen geordnet, in Stachelbildungen über. Solche finden sich in verschiedener Zahl, zuweilen sind es deren nur wenige, öfters viele (Fig. 75). Dann besteht die als *Ctenoidschuppe* bekannte, vorzüglich bei Acanthopteren (Percoiden etc.) verbreitete Form. Diese Zustände beherrschen das Integument

Fig. 74.



Schuppe von Esox lucius, vergrößert.

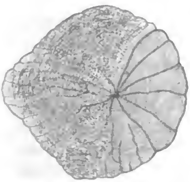
Fig. 75.



Schuppe von Acerina cernua. 1/30.

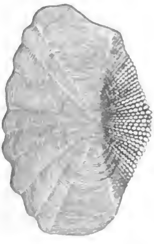
keineswegs ausschließlich, und bei vielen Teleostiern mit Kammschuppen kommen an gewissen Regionen auch reine Cycloidschuppen vor, so wie auch umgekehrt in Stachelbildungen übergehende Formen bei cycloider Beschuppung bestehen. Wir erblicken in der ctenoiden Form also nur eine Modification eines verbreiteteren

Fig. 76.



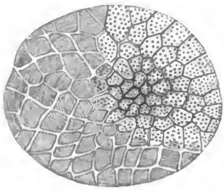
Schuppe von Hydrocyon Forskalii.

Fig. 77.



Schuppe von Sargus Salviani.

Fig. 78.



Schuppe von Osteoglossum bicirrhosum.

Zustandes, und sehen in der Stachelbildung nur eine einseitige Volumentfaltung der aus den Leistchen entstandenen Höckerchen. Auf die Hautzähnchen der Selachier dürfen die Stacheln schon desshalb nicht bezogen werden, da ihre Genese von außen her erfolgt.

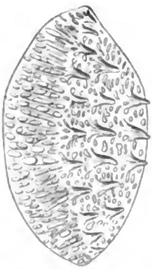
Eine andere Reliefform entsteht durch die Vereinigung der radiären Rinnen. Indem diese Theile unter Verzweigung in einander einmünden, wird eine größere Anzahl von Feldern an der Schuppenoberfläche gesondert und die ganze Fläche in rundliche oder polygonale Felder zerlegt. Die Characiniden liefern hierfür Beispiele

und bei manchen (z. B. Hydrocyon) ist dieser Process in allen seinen Stadien an den Schuppen verschiedener Regionen verfolgbar. Auch in anderen Abtheilungen besteht er, wie bei den Mormyren, bei welchen viele Übergänge zu einfacheren Zuständen vorkommen, sehr ausgebildet ist er bei Osteoglossum. Die Felder des bedeckten Theiles der Schuppe tragen hier noch die Leistchen, während sie am unbedeckten Theile mit Höckerchen besetzt sind (vergl. Fig. 78).

Die erwähnten Leistchen sind selbst wieder mit einem Relief versehen, welches sich in mehr oder minder ausgesprochener Zähnelung darstellt.

Die Mannigfaltigkeit der Hartgebilde des Integuments wächst mit der Entfernung ihrer Träger von den Stammformen, d. h. von dem an die Ganoiden angeschlossenen Zustande. Es begegnet uns daher, wie O. Hertwig gezeigt hat, unter den Acanthopteren ein unendlicher Reichthum von Schuppengebilden, welche nur in einer basalen Platte ein altes Erbstück zeigen, während die von derselben sich erhebenden, aus ihr fortgesetzten Theile die größte Divergenz der Gestaltung entfalten. Von der Platte tritt zuweilen, auf Wulstungen derselben beginnend, bald ein Stachel ab, welcher auch gegabelt oder mehrfach getheilt sein kann (Malthe, Antennaria, Halientaea), oder eine schirmartige Verbreiterung rings in Stacheln auslaufen lässt (Diana, Fig. 81). Bei manchen ist der Aufsatz, blattartig geformt, nach hinten gebogen, auf seiner Oberfläche mit Längsleisten besetzt (Centriscus). Dann erinnert das Gebilde an ein Placoidschüppchen. Auch mit dem Stachel von der Platte beginnende Leisten, im rechten Winkel gegen einander gestellt, können ihn begleiten (Dactyloptera) und nach ihrer Ausbildung wieder verschiedene Zustände hervorrufen. Gehäufte Stacheln in verschiedener Zahl und Combination bilden wieder neue Formerscheinungen (Cyclopterus, Fig. 81).

Fig. 79.



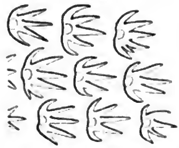
Schuppe von Balistes capriscus.

Während in den oben erwähnten Zuständen ein Stachel in vielartiger Ausbildung, auch in eine Mehrzahl von solchen übergehend, bei einem Theile der Sclerodermen unter den Plectognathen von der Basalplatte ausging, treffen wir bei anderen mit ähnlichen Zuständen auch den directen Ursprung einer Mehrzahl von Stacheln von der Basalplatte als verbreitete Einrichtung. Dazu kommt noch, dass von der Platte aus zur Stachelbasis fortgesetzte Leisten auf der ersteren wie Wurzeln ausstrahlen und wie in einer Art von Geflecht (vergl. Fig. 79) sich darstellen, dessen Maschen als Lücken das Oberflächenrelief nicht wenig compliciren. Bald stehen die Stacheln auf der Mitte der Platte, oder in einer Quer- oder Längsreihe, bald vereinzelt oder gehäuft, an die Schuppen von Pediculaten erinnernd. Die Platte selbst besitzt nicht selten eine rhomboidale Form, oder sie tritt in anderer Gestalt auf. Auch sehr reducirt kann sie erscheinen, so dass eine Anzahl oft bedeutender Stacheln, an ihrer Basis vereinigt, hier das Plattenrudiment erkennen lassen (Fig. 80). Eine partielle Reduction der Platte ergiebt sich in anderer Art bei Gymnodonten, indem nur die Wurzeln des Stachels erhalten sind, so dass die

Platte als mehrstrahliges Gebilde sich darstellt, von dessen Mitte der Stachel sich erhebt.

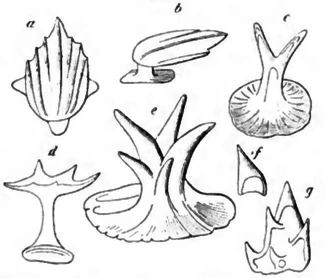
Diese in der Kürze aufgeführten Befunde ergeben auch nach ihrer regionalen Vertheilung bei einem Individuum eine große, bedeutende Biegsamkeit der Form bekundende Verschiedenheit. Art der Ausbildung, Zahl und Anordnung der Stacheln sind nebst dem Verhalten der Basalplatte das Object größter Variation. Wir ersehen daraus die weite Entfernung von einem primitiveren Zustande, wie er sich in der geringeren Schwankung der Befunde z. B. bei der großen Mehrzahl der Teleostier offenbart. Desshalb beurtheilen wir auch die an Placoidschüppchen erinnernden Formen nicht als palingenetische, sondern leiten sie von den anderen ab, wie oben ausgeführt wurde. Diese selbst sind wieder auf die Schuppen anderer Teleostier zurückführbar, denen die Entfaltung von Stacheln nicht fremd war. An die Stelle des Leistenreliefs mit seinen Umbildungen sind hier beträchtlichere Erhebungen getreten. Wenige mächtige Fortsatzgebilde nehmen als Stacheln den Platz zahlreicherer kleinerer Erhebungen ein. Sie haben sich, wenn ein einziger Fortsatz wiederum an die Stelle mehrerer getreten, sogar die Basalplatte untergeordnet, die zuweilen als Verbreiterung der Stachelbasis erscheint. Dann kann die Lederhaut papillenartig in den Stachel vortreten, und es wird das Bild einer Zahnpapille vorgetäuscht. Aus dem Gesammtverhalten dieser Gebilde geht jedoch hervor, dass alle von der Oberfläche her, wahrscheinlich von derselben Scleroblastenschicht aus, entstanden, wie das Relief der Cycloid- oder Ctenoidschuppe anderer Teleostier. Es sind Modificationen von jenen, welche in zahlreichen Übergängen ihre Verknüpfung finden.

Fig. 80.



Eine Anzahl Schuppen von Monacanthus tomentosus.

Fig. 81.

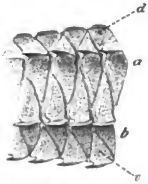


Verschiedene Formen von Schuppen von Teleostiern. *a* Centriscus scolopax, von der Fläche, *b* in seitlicher Ansicht. *c* Antennarius hispidus. *d* Diana semilunata. *e* Halieutaea stellata. *f*, *g* Cyclopterus lumpus. (Nach O. Hertwig.)

Wie überall bei erfolgter Bildung einer großen Anzahl von Organen die Differenzirung im Volum gesetzmäßig zur Ausbildung einzelner und zur Rückbildung anderer führt, so sehen wir auch hier neue Verhältnisse daraus entspringen. Beim Bestehen größerer Schuppen ist deren Zahl gemindert, nicht immer durch Concrescenz mehrerer, sondern meist durch Volumzunahme einzelner und den Untergang

anderer, also im Kampfe nms Dasein. In manchen Fällen ist ein solcher Kampf noch erkennbar, so z. B. bei einer Varietät von Cyprinus carpio (Spiegelkarpfen), welche einige Reihen mächtiger Schuppen besitzt, während die anderen Stellen nur Schuppenrudimente aufweisen. In der Regel haben wir es aber mit dem vollzogenen Processe zu thun, und die unterlegenen Theile sind verschwunden. Dann stößt die Beurtheilung der übrig gebliebenen, ob Concrescenz oder Ausbildung sie zu bedeutendem Volum brachte, auf Schwierigkeiten. Solche ansehnliche Knochenplatten existiren bei *Cataphracten*. Hier bestehen jederseits vier Reihen von Knochenplatten von rhomboidaler Gestalt (Fig. 82). Bei Peristedion greifen die beiden mittleren (*a*, *b*) sowohl unter sich in einander, als auch (mit dem anderen Ende) zwischen die dorsalen (*d*) und ventralen (*v*). Auf jeder tritt von einer Längsleiste ein Stachel nach hinten ab.

Fig. 82.



Hautpanzer von Peristedion cataphractum.

Auf andere Art, durch polygonale Knochenplatten, kommt auch bei *Plectognathen* (Ostracion) ein fester Panzer zu Stande, dessen Theile jedoch unbeweglich verbunden sind. Wie über diese Bildungen bei dem Fehlen vermittelnder Zustände noch kein sicheres Urtheil abgegeben werden kann, wenn es auch wahrscheinlich ist, dass die Componenten des Panzers aus mächtigen Schuppen entsprangen, so kann noch weniger über das wieder in anderer Weise angeordnete Hautskelet der *Lophobranchier* ausgesagt werden. Hier sind es wieder bedeutende, in Querreihen geordnete Knochenplatten in beweglicher Verbindung, wodurch sogar ein theilweiser Ersatz innerer Skeletgebilde geleistet wird.

Die Schuppen erfahren eine Umgestaltung längs der »Seitenlinie«, indem sie hier zur Aufnahme von Hautsinnesorganen dienen. An den Placoidschüppchen der Selachier besteht noch nichts von einer solchen Veränderung, und jene Organe befinden sich *zwischen* Schüppchen. Die Ganoiden zeigen dagegen die Schuppen der Seitenlinie durchbohrt. Bei Lepidosteus ist sonst keine wesentliche Veränderung bemerkbar. Polypterus dagegen zeigt außerdem die Schuppen hin und wieder etwas breiter, auch das Relief etwas modificirt (vergl. Fig. 66 *s*). Den Teleostiern ist meist eine reichere Sculptur zugetheilt, indem die Öffnung durch eine Art Marquise überdacht wird mit bestimmter, nach den Abtheilungen variirender Umrandung. Auf welche Art diese Anpassung entstand, ob dadurch, dass eine Schuppe das Organ umwuchs, oder dass zwei Schuppen in Concrescenz traten, ist nicht zu bestimmen, doch sprechen manche Verhältnisse für den letzteren Fall.

Mandl, Recherches sur la structure intime des écailles des poissons. Ann. sc. nat. 2. Sér. Tome II. L. Agassiz, ibidem. 2. Sér. T. XIV. F. Leydig, Über die Haut einiger Süßwasserfische. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. III. Salbey, Über d. Structur und d. Wachsthum der Fischschuppen. Arch. f. Anat. u. Phys. 1868. M. E. Baudelot, Rech. s. la struct. et le dévelopment des écailles des poissons osseux. Arch. de Zoologie exp. T. II. O. Hertwig, Über das Hautskelet d. Fische. Morph. Jahrb. Bd. II u. VII. Schaeff, Untersuchungen über das Integument der Lophobranchier. Diss. Kiel 1886. H. Klaatsch, l. cit. B. Hofer, Bau und Entwickelung der Cycloid- und Ctenoidschuppen. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. in München. 1890. H. Scupin, Vergleichende Studien z. Histologie der Ganoidschuppen. Arch. f. Naturgesch. 1896.

§ 69.

Wir **schließen** die Schuppenbildungen der Fische mit jenen der Dipnoer, weil bei diesen manches jene anderen Befunde erleuchtende Factum besteht, wenn auch die Gesammtheit des Baues der Schuppe an keine der niederen directen Anschluss besitzt. Die Schuppen liegen als cycloide Platten in Schuppentaschen wie bei Teleostiern, und erlangen eine bedeutende Größe. Von den beiden Schichten besteht die untere aus Lamellen fibröser, aber nicht gleichmäßig sclerosirter Substanz. Sie wird überlagert von einer Schicht netzförmig verbundener Leisten, welche größere und kleinere Lücken umfassen. Von den Knotenpunkten der Leisten erhebt sich ein stachelartiger Fortsatz, nach dem Centrum der Schuppe hin scheinen solche Fortsätze in zusammenhängende Erhebungen vereinigt. Diese Schicht ist, wie wir es oben bei Osteoglossum sahen, durch Rinnen in einzelne Felder getheilt, die nach der Peripherie an Umfang zunehmen. Diesen Rinnen entsprechen nicht vollständig oder gar nicht sclerosirte Strecken der Basalschicht, und daraus ergiebt sich eine Besonderheit. Die Sonderung der Oberflächenschicht in discrete Platten hat ihr Widerspiel an der sonst continuirlichen Basalschicht, und die einzelnen Theile der Schuppe haben größere Beweglichkeit erlangt.

In den beiden Schichten der Schuppe sind zwar die gleichen der Teleostier zu erkennen, allein in ihrer feineren Structur schließen sie sich älteren Formen an. Von solchen haben sie ihren Ausgang genommen und in eigenthümlicher Weise sich gestaltet. Die alte Einheit aber blieb trotz der größeren Sonderung in einzelne Platten bewahrt, und ebenso wenig als diese ursprünglich discrete Theile waren, können die Zacken des Reliefs als solche gedeutet oder gar mit Placoidzähnchen verglichen werden, wofür keine einzige Thatsache spricht.

Von Bedeutung ist das Relief der Oberfläche für das Verständnis differenter Verhältnisse bei Teleostiern. Wie die Rinnen Felder abgrenzen, die wir schon bei Teleostiern in ihrem verschiedenen Verhalten verglichen (S. 163), so sind auch die auf jenen vorhandenen Leistenbildungen auf einander beziehbar. Bei Amia sind solche Leisten in radiärer und gegen den freien Rand paralleler Anordnung. Das kehrt auch bei manchen Teleostiern wieder (Alepocephalus).

Solche *Längsleisten* sind auch bei Dipnoern vorhanden, sehr deutlich bei Ceratodus. Sie treten gegen den Schuppenrand hervor und bilden ganz am Rande das einzige Relief. Aber sie sind etwas weiter aus einander gerückt als bei Amia und centralwärts durch unregelmäßige *Querleisten* verbunden, welche wieder centralwärts mit den Längsleisten im Maschenwerk, in welchem keine bestimmte Richtung vorherrscht, in Verbindung treten. Nehmen wir ein Verschwinden der Längsleisten an, beim Fortbestehen der Querleisten, wie solche bei den meisten Teleostiern vorhanden sind, so muss daraus die bei den letzteren vorherrschende concentrische Anordnung hervorgehen. So erlangen durch die Dipnoer scheinbar sehr differente Befunde eine Verknüpfung.

Was die von Wiedersheim von Placoidzähnchen abgeleiteten Stacheln angeht, so ergiebt sich die Widerlegung jener Auffassung schon daraus, dass die Placoidzähnchen von innen, jene Stacheln von außen her entstehen, wie die anderen Stachelbildungen (S. 167), von welchen manche gleichfalls mit einer stärkeren Ausprägung des Leistennetzwerkes verknüpft sind, von dem sie sich, ähnlich wie z. B. bei Balistes (Fig. 79), erheben. Damit vereinigt sich an der Dipnoerschuppe ein neuer

Befund mit anderen, und wir erblicken in dieser Complication einen Gegensatz zu dem Verhalten der Teleostier, deren Schuppenrelief meist nur je eine der dort verbundenen Einrichtungen darbietet. Daraus erweist sich zugleich ein Befund, der, bei der Divergenz des Gesammtorganismus der Dipnoer von jenem der Teleostier, nicht als ein Ausgangspunkt für diese zu betrachten ist.

Hinsichtlich der Textur kommt die Basalschicht der Schuppe mit der von Amia überein. Die zahlreichen, hauptsächlich die Dicke der Schuppe bedingenden Faserlagen durchkreuzen sich in drei verschiedenen Richtungen, und die in den Lücken befindlichen Knochenzellen folgen dieser Anordnung. In der das Relief bildenden Schicht fehlen Formelemente, dagegen ist sie doch nicht ganz homogen, und man gewinnt an trockenen Präparaten das Bild feinster, in verschiedenen Richtungen. manchmal wie in Bündeln ziehender Canälchen.

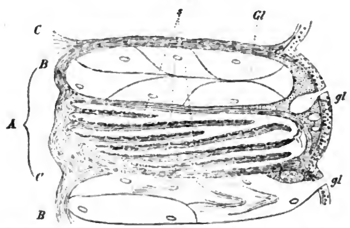
Die beiden in der Schuppe vereinigten Schichten sind somit in ihrer Textur jeweils sehr verschieden, wenn man nur die eingeschlossenen Formelemente zum Ausgange nimmt. Die bei den Dipnoern die Knochenzellen umschließende Basalschicht entbehrt derselben bei den Teleostiern, während deren Reliefschicht hin und wieder solche führt. Es geht daraus hervor, dass bei der Beurtheilung der Homodynamie der Schichten die *Art ihrer Entstehung* aus einer unterhalb der Anlage befindlichen oder einer oberhalb derselben vorhandenen Scleroblastenschicht größere Bedeutung hat, als die Qualität des Products in Bezug auf die mit eingeschlossenen Osteoblasten.

A. Kölliker, Würzb. Naturwiss. Zeitschrift. Günther, op. cit. R. Wiedersheim, Zur Histologie der Dipnoerschuppen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII. H. Klaatsch, l. cit.

§ 70.

Die Schuppenbildung, wie sie bei den Fischen allmählich aus den Placoidzähnchen der Selachier entsprang, ist bei den **Amphibien** noch nicht völlig verschwunden. Das Integument hat, wie es jenem der Fische in vielen Punkten seiner Gesammtstructur nach so nahe steht, auch jene Einrichtung ererbt. Dass sie in größerer Verbreitung bestand, lehren die fossilen *Stegocephalen*, deren Körper bei manchen bald allgemein, wie die Hylonomiden, bald an der Ventralfläche des Rumpfes und der Gliedmaßen mit Schuppen bedeckt war, wie die salamanderähnlichen Branchiosaurier. Große, mit Relief ausgestattete, oder auch kleinere Schuppen deckten sich dachziegelförmig bei den ersteren, und repräsentiren in der allgemeinen Verbreitung einen primitiveren Zustand, gegen welchen die locale Beschränkung der Beschuppung auf regressivem Wege sich darstellt. An der ventralen Körperfläche boten die Schuppen eine Anordnung in schräge, von der Seite gegen die Medianlinie

Fig. 83.



Durchschnitt der Haut von Ichthyophis glutinosa. *A* ein Hautring mit seinen beiden Abtheilungen. *B* Drüsenabschnitt. *C* Schuppenabschnitt. *s* Schuppen.

und nach vorn gerichtete Reihen, und in diesen Reihen ergiebt sich bei manchen ein Übergang zu solchen knöchernen Leistchen, welche uns beim inneren Skelet von Neuem interessiren werden.

Bei den lebenden Amphibien blieb ein Überrest der Beschuppung bei manchen *Gymnophionen* erhalten (Fig. 83). Die Schuppen liegen hier in Fächern oder Taschen, welche den hinteren Abschnitt der Hautringe einnehmen (Ichthyophis, Coecilia), deren vorderer Abschnitt große Hautdrüsen birgt (S. 115). Sie treten somit nicht frei an die Oberfläche. Jedes von der Lederhaut umschlossene Fach enthält eine Mehrzahl über und an einander gelagerter Schuppen (*s*), welche an der inneren Seite mit dem Bindegewebe des Faches zusammenhängen. Im Baue kommen sie manchen Teleostierschuppen sehr nahe, da an jeder Schuppe jene beiden dort unterschiedenen Schichten gleichfalls vorhanden sind.

Die Vergleichung mit den Fischen lässt in der Vereinigung einer Anzahl von Schuppen in je einem Fache eine Besonderheit erkennen, welche wohl einem anderen Zustande entsprungen ist. Manche Andeutungen lassen darauf schließen, dass auch hier jeder Schuppe eine besondere Tasche zukam. Die Verschmelzung einer Mehrzahl von Schuppentaschen zu einem Fache und das Zusammengedrängtsein der Schuppen erblicke ich in causalem Zusammenhang *mit der Ausbildung jener »Riesendrüsen«*. Der jedem Hautringe oder dessen Äquivalent zukommende Antheil von Schuppen ward während der Phylogenese durch jene Drüsen zusammengeschoben, und damit ging zugleich die Selbständigkeit der Taschen verloren: sie verschmolzen in Gruppen zu je einem Schuppenfache, der primäre, eine gleichmäßige Beschuppung darstellende Zustand, wie er von Fischen her ererbt war, ward somit mit dem Erscheinen der späteren Integumentgebilde, der Drüsen, modificirt, und wenn ein Theil der letzteren, in ringartiger Anordnung, sich zwischen Querreihen von Schuppen tiefer einsenkte, musste jene Bildung, wie sie beschrieben, entstehen.

Der mit der Beschuppung entstandene Schutzapparat des Körpers erscheint in seinem Beginn in den Abtheilungen der Fische an der dorsalen Oberfläche und zeigt hier auch oftmals seine Bestandtheile von bedeutenderem Volum. Damit contrastirt der *Mangel der dorsalen Beschuppung*, dessen oben bei einem Theile der Stegocephalen gedacht ist, und ihre *Erhaltung an der ventralen* Fläche, wo sie bald sich vom Rumpfe her auf Schwanz und Gliedmaßen fortsetzt (Branchiosaurus amblyostomus Cred.), bald mehr auf die ventrale Rumpffläche beschränkt ist. Dass in dieser Unvollkommenheit der Körperbeschuppung kein beginnender Zustand waltet, darf als sicher angenommen werden. Somit handelt es sich hier um die Frage der ventralen Erhaltung der Schuppen. Sie ist eng mit dem dorsalen Untergange derselben verknüpft. *Den Schlüssel des Verhältnisses bieten die oben geschilderten Befunde bei Gymnophionen.* Hier sahen wir einen neuen integumentalen Apparat, Drüsen im Wettstreite mit der Beschuppung, und die letztere bereits auf dem Rückzuge, gruppenweise in Schuppentaschen zusammengedrängt, und für sich selbst, in Vergleichung mit anderen Schuppengebilden, bei Amphibien im Reductionszustande. Da wir aber wissen, dass die Hautdrüsen der Amphibien nicht nur

dorsal am frühesten auftreten, sondern hier auch ihren bedeutendsten Umfang erreichen, so ist einzusehen, dass eine dorsal begonnene Drüsenentfaltung dem Schuppenkleide bei Stegocephalen den Untergang bereitet hat. Eine eigenthümliche Beschaffenheit fossiler Spuren jenes Integuments (A. Fritsch) lässt drüsige Bildungen vermuthen. *Der dorsale Schuppenverlust wird also an die Ausbildung von Drüsen zu knüpfen sein,* in deren Secret die Schutzfunction des Integuments gegen Angriffe wohl einen höheren Werth empfing, als es in der Beschuppung gegeben war.

Die längere phyletische Dauer des ventralen Schuppenkleides hat diesem am Rumpfe die oben beregte besondere Differenzirung gestattet, durch welche ihm noch später, bei den Reptilien, eine wichtige Rolle zu spielen gestattet ist.

Wie sehr auch die Befunde bei Gymnophionen für das causale Verständnis jenes Wechsels integumentaler Organe von Bedeutung sind, so darf man doch nicht ohne Weiteres annehmen, dass der Wechsel in völlig gleicher Weise sich vollzog und dass bei Stegocephalen gleichfalls Summen von Schuppen in gemeinsamer Schuppentasche sich befanden. Nur das Allgemeine jenes Vorganges, die Entstehung von Drüsen *zwischen* den Schuppen, ist anzunehmen.

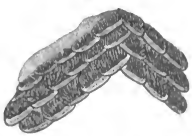
Die Schuppenbildung erfolgt bei Gymnophionen erst spät im Larvenleben, woraus jedoch kein Einwand gegen die vererbte Sonderung erwächst (s. S. 169). Zeugnis giebt auch die Structur. Die untere bindegewebige Schicht ist in viele Lamellen getheilt, in denen auch verticale Züge vorkommen (Sarasin). Sie sind das Product einer Scleroblastenschicht (Pseudoepithel, Leydig). Die obere oder Reliefschicht ist durch Rinnen in einzelne Felder gesondert (Squamulae, wie wir das bei Teleostiern (Osteoglossum) und Dipnoern sahen. Sie springen mit dem freien Rande etwas vor. Wiederum Zellen, Scleroblasten, sind deren Bildner.

F. Leydig, Über die Schleichenlurche. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVIII. P. u. F. Sarasin, op. cit. Bd. II. H. Klaatsch, Zur Morph. d. Fischschuppen etc. l. c. S. 227.

§ 71.

Die Erhaltung knöcherner Schuppen am Bauche der *Stegocephalen* bildet die Vorbereitung zu Neugestaltungen, aus denen später bestimmte innere Skeletbildungen hervorgehen. Wir bringen diese hier schon zur Darlegung, da eine davon im ersten Zustande in weiter Verbreitung bei den genannten Amphibien reine Integumentbildungen begreift. Gleichartige Knochenplatten, die in verschiedenen Gattungen differenten Umfangs sind, bedecken die Bauchfläche und sind in Reihen angeordnet, welche von hinten nach vorn zur Medianlinie gerichtet sind, wo sich die Reihen jeder Seite begegnen. Sind es breitere Platten, so zeigen sie sich in theilweiser Überlagerung, in schuppenartigem Verhalten, wie aus Fig. 84 zu ersehen ist. Auch median greifen die benachbarten Stücke über einander. Da das Oberflächenrelief dieser Gebilde eine differente Beschaffenheit darbietet, am freien, caudal gerichteten Rande glatter

Fig. 84.

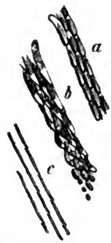


Bauchschuppen von Limnerpeton obtusatum. (Nach A. Fritsch.)

sich darstellt, als an der übrigen Fläche, darf wohl angenommen werden, dass nicht die gesammte Schuppe im Integument verborgen saß und dass sie nicht völlig unter das letztere eingedrungen war.

Andere Stegocephalen besitzen diese Bildungen in schlankerer Form. Es sind längere, aber wieder in der gleichen Reihenordnung sich haltende Knochenstücke, die durch alternirende Fügung die Reihen gefestigt erscheinen lassen (Archegosaurus, Fig. 85 *a*) und nicht mehr als »Schuppen« gelten können. Die Reihenordnung bleibt auch erhalten, wo die Stücke selbst nicht mehr ganz gleichartig sind (Fig. 85 *b*). Am lateralen Ende der Reihen können auch vereinzelte Stücke bestehen, und aus solchen Dingen kann eine große Mannigfaltigkeit, unbeschadet der Reihendisposition, hervorgehen. Wichtiger jedoch sind für uns jene Befunde, in denen die zu Stäbchen gestalteten Stücke mit ihren zugespitzten Enden an einander gefügt, wo aber die so gebildeten schrägen Reihen durch regelmäßige Abstände von einander getrennt sind (Fig. 85 *c*, Petrobates). Solche Gebilde werden schwerlich mehr an die Oberfläche getreten sein, sondern ausschließlich in der Lederhaut sich gehalten haben. Die Schutzfunction muss dabei auf eine tiefere Stufe gesunken sein, aber neue Beziehungen ergeben sich durch diesen anscheinend rudimentären Zustand angebahnt, von denen wir zwar nicht wissen, ob und in wie weit sie schon bei jenen untergegangenen Formen zum Ausdrucke gelangt waren. Darüber entsteht erst für lebende *Reptilien* Gewissheit. Hier treffen sich die gleichen Skeletgebilde, stäbchenförmig und schräge Reihen formirend (vergl. Fig. 86 *ps*), als *Bauchsternum* längst in sonst sehr divergenten Abtheilungen bekannt (Sphenodon und Crocodile). Die jederseitigen Reihen sind bald aus einer größeren Zahl von Knochenstücken zusammengesetzt (Sphenodon), bald nur aus je zweien (*a*, *b*) (Crocodile), wobei zugleich die Zahl der Reihen, die auch als »Bauchrippen« gedeutet sind, gemindert ist. Die Homologie dieser Bildungen mit den bei Stegocephalen bestehenden kann nicht bestritten werden. Aber sie haben ihre Einschaltung in das Integument, von dem sie phylogenetisch entstanden sind, verloren und sind mit der Bauchmuskulatur in Zusammenhang gelangt, womit sie eine neue Bedeutung erwarben. Beim inneren Skelet wie beim Muskelsystem werden wir ihnen wieder begegnen.

Fig. 85.



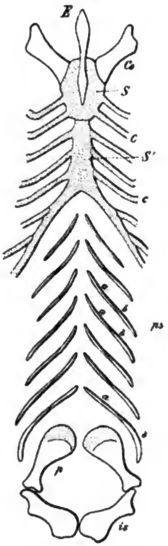
Bauchschuppen. *a* Archegosaurus Decheni. *b* Sclerocephalus labyrinthicus. *c* Petrobates truncatus. (Nach H. Credner.)

Hier liegt also ein Beispiel vor, in welchem Serien von dermalen Skelettheilen eine innere Skeletbildung erzeugten. Dass schon bei Amphibien ähnliche Beziehungen bestanden, ist nur für jene Zustände wahrscheinlich, in welchen die Schuppenstücke die Umwandlung in getrennt liegende Reihen von Knochenstäbchen vollzogen hatten.

Eine andere, aber von der allgemeinen Beschuppung abzuleitende Reihe dem Integument zugerechneter Hartgebilde wird durch größere Knochenplatten und Tafeln von bestimmter Gestalt vorgestellt, die bei untergegangenen Abtheilungen

(Archegosaurus) in der Brustregion vorkommen, sie haben sich dem inneren Skelet zugetheilt, wenn sie auch, nach der Sculptur ihrer Oberfläche zu schließen, der Haut einverleibt waren.

Fig. 86.



Sternalbildungen von Alligator. *ps* »Bauchsternum«. *a*, *b* Einzeltheile.

Auch unter den lebenden Amphibien, bei manchen Anuren, finden sich mit dem Integument verbundene Knochenplatten in der Medianlinie des Rückens, ihre Herkunft ist noch unaufgeklärt. Von Bedeutung ist aber die in einem Falle erreichte *Verbindung mit der Wirbelsäule.*

Sie finden sich bei *Ceratophrys dorsatum* in der Haut, bei **Brachycephalus ephippium** *dagegen in Verbindung mit den Rückenwirbeln, so zwar, dass* eine kleinere Platte dem 1. Wirbel, eine eben solche dem 2. und 3. Wirbel entspricht. Eine größere Platte ist den fünf folgenden Wirbeln angeschlossen. Auch die Querfortsätze einiger Wirbel erreichen die seitliche Verbreiterung dieser großen Platte, ohne jedoch mit derselben zu verschmelzen (STANNIUS, Zootomie. II. S. 17).

An die Knochenbildungen im Integument dürfen wohl noch *Verkalkungen* der Lederhaut angeschlossen werden, wenn solche auch nur eine ähnliche Tendenz der Cutis andeuten, wie sie bei der Verknöcherung derselben zum Ausdrucke gelangt, ohne dass beiderlei Zustände genetische Beziehungen zu einander besitzen. Kalkeinlagerungen sind bei Bufo beobachtet, und zwar nur bei älteren Exemplaren (LEYDIG).

Auch bei *Ascalaboten* (Platydactylus-Arten) sind ähnliche, aber als in Rückbildung begriffen zu beurtheilende Gebilde, Ossificationen, in der Lederhaut beobachtet worden (LEYDIG, CARTIER, TODARO u. A.). Sie sind sowohl an dem Rücken wie an der Bauchfläche vorhanden und bestehen auch am Cranium, wo sie auch bei *Lacerta* temporal und supraorbital vorkommen. Viel vollständiger haben sie sich bei den *Scincoiden* erhalten, wo am ganzen Rumpfe Knochentäfelchen in regelmäßiger Anordnung in der Lederhaut verbreitet sind.

Die *Crocodilinen,* die sich durch die Verbreitung und Mächtigkeit ihres knöchernen Hautskelets die Bezeichnung als Panzerechsen (Loricata) erwarben, besitzen die knöchernen Hautschilde in verschiedener Anordnung bei den einzelnen Abtheilungen. Bald herrschen Querreihen, bald Längsreihen vor, mit wechselnder Zahl der Stücke. Zuweilen bestehen an denselben auch Nahtverbindungen, oder die Stücke schieben sich dachziegelförmig über einander, gestatten damit größere Beweglichkeit. Die Ausbildung dieses Panzers zeigt sich verschieden abgestuft, und während wir unter den ältesten Formen solche mit bedeutender Panzerung antreffen (Aetosaurus), so ist bei den lebenden der compacte Zusammenschluss der Platten wenigstens an der Dorsalfläche des Körpers verschwunden.

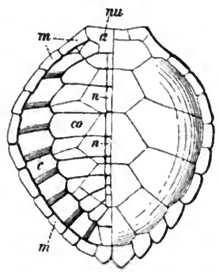
Theile eines Hautpanzers sind auch noch bei *Dinosauriern* erhalten. Es sind hier aber mehr isolirte, wenn auch bei manchen zahlreiche, noch einen Panzer darstellende Platten, bei anderen mehr vereinzelte Platten und Stacheln, wie solche colossale, einen Rückenkamm darstellende Gebilde bei Stegosaurus bestehen. Das Imposante der Erscheinung solcher Hautskeletproducte steigert sich noch durch die Erwägung, dass jene Formen durch ihre nothwendige genetische Verknüpfung mit anderen, uns noch unbekannten, einen unendlichen Reichthum der Hautskeletbildungen selbst in einer engeren Abtheilung voraussetzen lassen.

§ 72.

Den bedeutendsten Einfluss auf den Gesammtorganismus äußert das Hautskelet bei den Schildkröten. Sind schon von den Fischen an mancherlei vom Integument gelieferte Skeletbildungen zu dem inneren Skelet übergegangen und haben da in neuer Bedeutung sich erhalten, so war doch ihre Wirksamkeit bei allem Werthe, den sie erwarben, mehr localer Natur, und es ward durch sie zur höheren Ausbildung des Organismus mehr ein Beitrag geleistet. Die bei den Schildkröten sich treffende Erscheinung kann nun keineswegs geradezu als ein Fortschrittsmoment gelten, vielmehr wird der Organismus durch sie auf einer tieferen Stufe festgehalten, aber es wird doch der ganze Organismus durch jenen Hautpanzer beherrscht.

An sich nicht bedeutend complicirt, bieten sich doch bei ihm für das volle Verständnis manche Schwierigkeiten, so dass wir die Deutung der Theile nicht mit deren Beschreibung eng verknüpfen können. Wir lassen daher die letztere vorhergehen. Bei den *Dermochelyden* besteht ein aus kleinen Knochentäfelchen zusammengesetzter *Hautpanzer*, welcher das sogenannte Rückenschild einnimmt, auch an der ventralen Fläche bei manchen verbreitet ist. Zugleich mit diesem entschieden dermalen Skelet tritt am inneren Skelet eine Veränderung auf, die wir bei den übrigen Schildkröten in fortschreitender Ausbildung antreffen. Sie lässt den *Rückenschild* entstehen, zu dem noch ein nur aus dem Integument entstandener Bauchschild tritt.

Fig. 87.



Rückenschild einer Chelonia, rechts sind die Hornplatten dargestellt. *n* Neuralplatten. *co* Costal-, *m* Marginal-, *nu* Nuchalplatten. *c* Rippen, links das Skelet des Schildes.

Am *Rückenschild* (Carapax) besteht eine mediane Plattenreihe, deren Stücke mit Wirbeldornen zusammenhängen. Man heißt sie *Neuralplatten*, während vorn wie hinten noch eine Platte ohne jene Wirbelverbindung als *Nuchal-* und *Pygalplatte* sich anschließt (Fig. 87). Die Neuralplatten bestehen in der Regel zu acht und zwischen der letzten und der Pygalplatte finden sich meist 1—3, ebenso viele Wirbel überlagernde kleinere Supracaudalplatten. Lateral von der medianen Plattenreihe

bestehen mit den sogenannten Rippen verbundene *Costalplatten,* an welche wiederum 10—13 Paare von Knochenstücken, *Marginalplatten* (*m*), sich reihen. Sie stoßen hinter der Pygalplatte zusammen, während sich vorn die Nuchalplatte zwischen die beiderseitigen Reihen schiebt. Eine Beziehung zum inneren Skelet geht ihnen ab. Sie fehlen bei manchen ganz oder zum Theil (Sphargis, Gymnopus).

Fig. 88.

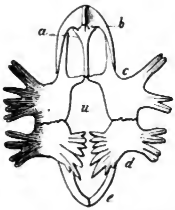
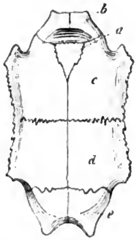


Fig. 89.

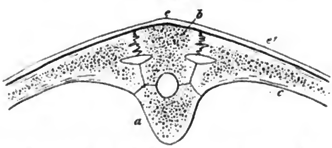


Plastron von Chelonia. Testudo.
a Endoplastron. *b* Epi-, *c* Hyo-, *d* Hypo-, *e* Xiphoplastron. *u* Nabelstelle.

In den *Bauchschild* (Plastron, Fig. 88, 89) gehen nur Ossificationen des Integuments über und schließen es dadurch von der Sternalbildung aus, welche wir beim inneren Skelet antreffen. Zwei Reihen paariger Stücke schließen vorn mit einem unpaaren ab, welches als *Endoplastron* unterschieden wird. *Epi-, Hyo-, Hypo-* und *Xiphoplastron* sind die Namen der übrigen Stücke, davon die beiden mittleren (Fig. 88, 89 *c d*) in der Regel die umfänglichsten sind. Sie umschließen beim Fötus den Nabel und setzen sich lateral mit dem Rückenschild in Verbindung. Auf einen Theil dieser Plastronelemente kommen wir beim inneren Skelet wieder zurück. Wir haben also im Ganzen fünf Längsreihen von Knochenplatten, deren drei dorsal, zwei ventral treten, und diese sind wieder bei den meisten von Hornplatten überlagert, die jedoch nicht mit den Knochen zusammenfallen, wie schon oben bemerkt und auch aus Fig. 87 zu ersehen ist.

Die Knochenplatten ergeben sich von verschiedener Ausbildung in den einzelnen Abtheilungen. Am gleichmäßigsten erscheinen die Neuralplatten entfaltet,

Fig. 90.



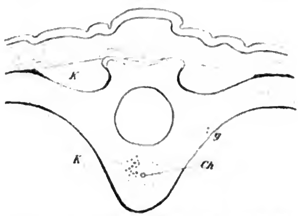
Querschnitt durch den Rückenschild einer Chelonia. *a* Wirbelkörper. *b* Neuralplatte. *c* Rippe. *e, e*[1] Integument.

wenn sie nicht vermisst werden (Protosphargis), während die Costalplatten in ihren Anfängen durch Verbreiterungen von Rippen dargestellt sind (Protosphargis). So erscheinen sie auch im ontogenetischen Zustande. Diese proximal sich entfaltende Verbreiterung *führt die »Rippen« allmählich in Knochenplatten über,* welche sich mit ihren Rändern berühren und Nahtverbindung eingehen, so dass das distale Rippenende frei bleibt (Cheloniden, Fig. 87). In weiterem Fortschreiten sind die Costalplatten bei den Emyden, und die Landschildkröten bieten das Ende des Processes, indem auch terminal an den Costal-

platten keine Andeutung mehr besteht. Damit geht Hand in Hand die Ausbildung des Plastron, wie aus einer Vergleichung der Fig. 88 und 89 ohne Weiteres zu ersehen ist, und der Zusammenschluss des Plastron mit dem Rückenschild. Der gesammte Panzer wird dadurch bei den Landschildkröten zu einem einheitlichen.

Diese Darstellung zeigt wohl ein Dermalskelet, wie das gesammte Plastron und die Randplatten nebst Nuchal- und Pygalplatte, aber *Neural-* und *Costalplatten nehmen vom inneren Skelet ihren ontogenetischen Ausgang*, und daher musste es kommen, dass die Auffassung des gesammten Panzers als eines dermalen auf Widerspruch stieß. Aber dennoch besitzen auch jene inneren Skelettheile schon früh eine enge Verbindung mit dem Integument. Prüfen wir den Querschnitt durch den medianen Theil des Rückenschildes (Fig. 91) einer jungen Schildkröte, so sehen wir über dem außerordentlich verbreiterten Dornfortsatze eines Wirbels das Integument, welches sich lateral, nach Überbrückung einer von weichem Gewebe erfüllten Stelle, jederseits zu einer Rippe erstreckt: dieser liegt es unmittelbar da an, wo die Verknöcherung der Rippe perichondral beginnt.

Fig. 91.



Querschnitt durch den Rückenschild einer jungen Sphargis coriacea, die Knorpeltheile sind punktirt. *g* Grenze zwischen Wirbel und Rippen. *Ch* Chordarest. *K*, *K* knöcherne Umscheidung des Knorpels.

Die Vergleichung lehrt nun, dass dieser unmittelbare Anschluss des Integuments an innere Skelettheile *unmöglich einen primitiven Zustand vorstellen kann*, wenn er auch hier ontogenetisch als solcher erscheint. Die dem Rücken angehörige Muskulatur ist verschwunden und hat damit den Anschluss des Integuments an Rippen gestattet, wie er sonst nirgends vorkommt.

Suchen wir für diese Verhältnisse nach einem *Causalmoment*, so kann es nur im Integument selbst gefunden werden. Bei den *Dermochelyden* besteht ein den Rückenschild darstellender Hautpanzer, welcher aus zahlreichen kleinen, meist hexagonalen Knochenplatten sich zusammensetzt. Sie sind im Ganzen mosaikartig angeordnet, lassen aber Längsreihen wahrnehmen, von welchen drei der Mitte, zwei am Seitenrande verlaufende durch schwache longitudinale Leisten ausgezeichnet sind. Dazwischen befinden sich indifferentere. Mit dem inneren Skelet besteht kein Zusammenhang. Aus der Ausbildung eines solchen Rückenschildes muss *eine Minderung der Beweglichkeit des darunter befindlichen Abschnittes der Wirbelsäule und der Rippen entspringen, und daraus eine Reduction der betreffenden Muskulatur.* Durch diesen Vorgang gelangt aber das Integument in nähere Beziehung zur Wirbelsäule und zu den Rippen, welche Lageverhältnisse aus Fig. 91 ersichtlich sind.

Unmittelbare Übergangszustände zu dem bei den übrigen Schildkröten

bestehenden Verhalten sind uns noch unbekannt, auch fossile Befunde ergeben nichts Sicheres. Jedenfalls ist an dem Hautschilde der Dermochelyden eine Sonderung aufgetreten, indem sich nur die Randstücke desselben als Marginalplatten erhielten. Diese allein sind in bestimmterer Art von dem dermalen Rückenschilde der Dermochelyden ableitbar. Für die Neural- und Costalplatten geht die Ontogenese von den Bogen der Wirbel, resp. von den verbreiterten Dornfortsätzen derselben, und von den Rippen aus, schon bei Sphargis ist der Anfang dazu gegeben (vergl. Fig. 91). Darin liegt eine Anpassung an das Hautskelet, welches mit diesen Verbreiterungen am inneren Skelet eine feste Unterlage gewinnt. Eine Reduction des mosaikartigen Hautskelets, von welchem nur die Marginalplatten erhalten bleiben, überträgt dessen Function auf die nach bereits vorher erfolgtem Schwunde der Rückenmuskulatur weiter ausgebildeten Costal- und Neuralplatten, welche dann direct vom Reste des Integuments überlagert sind. Dass bei Sphargis das Dermalskelet bereits im Rückgange ist, bezeugt sein spätes Auftreten, die Verspätung ist hier der Vorläufer des Schwindens. Somit sind die einerseits bei den Dermochelyden, andererseits bei den übrigen Schildkröten bestehenden Thatsachen mit einander zu verknüpfen, und die gesammte, höchst eigenthümliche Erscheinung der Genese des Rückenschildes wird von einem vorausgegangenen, rein dermalen Rückenschild ableitbar. Dass dabei das für das letztere nicht mehr in Verwendung kommende Osteoblastenmaterial als Zuwachs der Ossification am inneren Skelet sich betheiligt, ist wahrscheinlich. Die Verbreiterung der Rippen erscheint auch nicht in deren ganzer Länge, sondern an einer beschränkten Stelle, die einer dermalen Platte entspricht. Von da gewinnt sie distal an Zuwachs. Das ist ein für das Verständnis sehr wichtiger Punkt.

Das Hautskelet ist also hier als Ausgangspunkt innerer Veränderungen zu betrachten, und aus einer Combination dieser mit Bestandtheilen des Hautskelets baut sich das knöcherne Gehäuse der Schildkröten auf, welches wir jenen Beziehungen gemäß beim Integument vorführten.

Ob nicht bei der Entstehung des Carapax ein bei den Dermochelyden noch nicht ausgeprägter Zustand eine Rolle spielt, in welchem die indifferenten Dermalplatten eine den späteren Neural- und Costalplatten entsprechende Anordnung gewannen, ist nicht sicher zu bestimmen. Es muss aber schon desshalb an diese Möglichkeit gedacht werden, weil erstlich bei einer fossilen Form die Costalplatten aus einzelnen unregelmäßigen kleineren Stücken sich ergänzen (Eretmochelys), und weil zweitens schon bei Dermochelyden (Psephoderma) die schon oben berührte Ausprägung von drei Längsreihen an den Stücken des Hautpanzers auf eine *Differenzirung* innerhalb des letzteren hindeutet. Die mediane Längsreihe entspricht der Lage der Neuralplatten, die lateralen Reihen jener der Costalplatten. Es ist also hier schon etwas auf das innere Skelet Beziehbares vorhanden. Durch die Ausbildung einzelner dieser Platten und Reduction anderer, dazwischen befindlicher, würden rein dermale Neural- und Costalplatten hervorgehen, die sich successive mit dem inneren Skelet in Zusammenhang setzten. Auch der Concrescenz könnte hier eine Rolle zukommen, wie es der Fall von Eretmochelys anzudeuten scheint. Wenn man aber, auf diesen Befund sich stützend, den dermalen Panzer aus einer Ablösung aus dem inneren Skelet hervorgehen lässt, und jenes Verhalten der Costalplatten als eine »Auflösung«

der vorher einheitlichen Platte betrachtet (Baur), so dass die Dermochelyden nicht niedere, sondern die am höchsten specialisirten Zustände vorstellten, so kann ich nur dem Urtheile Zittel's beipflichten, der jene Deduction für unbegründet hält. Sie ist es aber nicht nur paläontologisch, sondern auch morphologisch, denn es existirt kein knöcherner Skelettheil, der, aus dem inneren Skelet stammend, dem Integument sich angeschlossen hätte, wohl aber ist der Weg in umgekehrter Richtung der von der Natur betretene.

Dass das *Endoplastron* den Dermochelyden fehlt, ist kein stricter Beweis gegen deren niederen Zustand, der doch für die Formen, in denen wir ihn kennen, nicht als absoluter aufgefasst werden kann.

Das Verhalten der *Nuchal-* und *Pygalplatten* kann zu Gunsten der Deutung stimmen, dass die Neural- und Costalplatten nur mittelbar dem inneren Skelet entstammen. Zeigt auch die Nackenplatte manchmal eine vertebrale Verbindung, so ist sie doch sicher nicht aus einer Dornfortsatzverbreiterung entstanden, und die Pygalplatte kommt ohnehin durch den steten Mangel jener Beziehung gar nicht in Frage. Es sind also mehrere mediane Platten in dem Falle vom Dermalskelet abzuleiten, da sie nicht von den Wirbeln selbst ableitbar sind. Je nach dem auf diese Thatsachen fallenden Gewichte wird man die Phylogenese des gesammten Rückenschildes vom Dermalskelet beginnen lassen an den zu größeren Platten vereinigten Stücken desselben, welche zum Theil sich dermal erhalten (Marginal-, Nuchal- und Pygalplatten, wohl auch die Supracaudalplatten), zum anderen Theil mit dem inneren Skelet verschmelzen und in es aufgehen (Neural- und Costalplatten). Dieser Process erscheint dann in abgekürzter Form, dadurch, dass Neural- und Costalplatten gar nicht mehr dermal zur Anlage kommen, sondern ontogenetisch als den betreffenden inneren Skelettheilen sich anflagernde und sie in ihren Bereich ziehende Ossificationen entstehen. Ob sich für diese Hypothese auch noch paläontologische Zeugnisse ergeben werden, bleibt dahingestellt. Vorerst hat sie aber in den nachmals beregten Thatsachen eine Berechtigung.

Über den Schildkrötenpanzer s. Peters, Archiv f. Anat. u. Phys. 1839. Owen, Philosoph. Transact. 1849. Rathke, Entwick. d. Schildkröten. L. Rütimeyer, Über den Bau von Schale und Schädel bei lebenden und fossilen Schildkröten. Verh. d. naturf. Ges. Basel. 1872. C. K. Hoffmann, Bronn's Classen u. Ordn. d. Thierreichs. Bd. VI. Abth. III. G. Baur, Osteolog. Notizen über fossile Reptilien. III. Zoolog. Anz. 1886. J. Berry Haycraft, Transact. Royal Soc. of Edinburgh. Vol. XXXVI. P. II. No. 15.

§ 73.

Ossificationen des Integuments lassen bei den **Säugethieren** keine primitiven Beziehungen mehr erkennen. Sie finden sich auf die Ordnung der *Edentaten* beschränkt, aber da bei einer Abtheilung in sehr ausgedehnter Weise, einen mächtig entwickelten Knochenpanzer vorstellend.

Dieser erscheint in größeren Complexen von Knochenplatten, welche bald mehr, bald minder beweglich unter einander verbunden sind. So deckt ein solcher Complex den **Kopf**, ein zweiter, größerer umschließt schildförmig den Rumpf und ist in seinem mittleren Abschnitte in eine Anzahl von beweglichen Gürteln aufgelöst, welche aus je einer Reihe von Knochentafeln bestehen (Dasypus), oder er wird aus enger verbundenen Stücken unbeweglich zusammengesetzt (Glyptodon). Auch der **Schwanz** empfängt eine bei den ersteren ihn vollständig umschließende

knöcherne Bekleidung. Ob in diesen Ossificationen ein palingenetischer Zustand vorliegt, ist noch nicht zu entscheiden.

Am inneren Skelet ergeben sich Anpassungen an diesen Zustand des Integuments durch mächtigere Entwickelung der Fortsätze der Wirbelsäule, von denen namentlich die Processus spinosi viel stärker und am Schwanze sogar terminal verbreitert sind. Am eigenthümlichsten verhält sich aber Chlamyphorus, indem hier der Rückenpanzer von der dorsalen Medianlinie her in eine seitliche Duplicatur des Integuments übergeht und über die behaarten Seitenflächen des Rumpfes sich legt, indess ein besonderes Stück am Becken mit dem Skelet (dem Sitzbein) sich verbindet, welches dem entsprechende Umgestaltungen zeigt.

Das Hautskelet der Wirbelthiere hat somit die in niederen Abtheilungen erlangte Bedeutung großentheils aufgegeben und nur in einzelnen Gruppen der Amnioten erhält es sich an seiner ursprünglichen Stätte fort. Aber nur diese Beziehung ging verloren, eine andere, viel größere Bedeutung hat es dafür erworben. Sie beginnt schon bei den Fischen unter den Ganoiden (Störe) und waltet in ihren Productionen von da an durch alle Wirbelthiere. Es ist die Verbindung von Hartgebilden des Dermalskelets mit zur Oberfläche gelangenden Theilen des knorpeligen inneren Skelets, wodurch diesem neue Zustände werden. Damit finden die von den Selachiern ausgegangenen Bildungen dauernde Verwerthung und begleiten, nicht mehr auf das Integument beschränkt, sondern am Binnenskelet wirksam und in ihrer Abstammung nur durch die Vergleichung größerer Formenreihen erkennbar, den Organismus auf immer höhere Stufen.

Vom Skeletsystem.

Von der Skeletbildung der Wirbellosen.

Beginn mannigfaltiger Stützorgane.

§ 74.

Die bei den Protozoen vorhandene große Mannigfaltigkeit von Stützgebilden tritt auch bei den Metazoen in deren unteren Abtheilungen hervor und bringt die Stützfunction zu sehr verschiedenartigem Ausdruck. Als niedersten Zustand können wir jenen betrachten, wo im Gesammtorganismus stützende Bildungen verbreitet sind, ohne dass es zu einer räumlichen Abgrenzung, zu einer Beschränkung der Einrichtung auf bestimmte Regionen kommt. Solches trifft sich bei den *Poriferen*. Hornfasern oder aus kohlensaurem Kalk oder Kieselerde bestehende Abscheidungen durchsetzen das mesodermale Gewebe, von welchem das Ectoderm wie Entoderm eine Unterlage empfängt, und charakterisiren in ihrer Verschiedenheit die einzelnen Gruppen. Wenn diese Stützgebilde auch aus Zellen hervorgingen, so besteht doch für sie kein specifisches Gewebe, so wenig als sie selbst ein Gewebe vorstellen. Die aus anorganischem Material gebildeten »Spicula« zeigen sich in bestimmter Gestaltung, als einfache lange Spindeln oder als strahlige Gebilde der mannigfaltigsten Art, darin wieder für die Gattungen oder Arten von fester Norm, wenn auch manche Formen vereinigt vorkommen. Auch die Anordnung, besonders der complicirteren Spicula, folgt einer gewissen Regel, und manche Ausbildungszustände in Anpassung an besondere Leistungen sind an ihnen wahrnehmbar, aber sie selbst bilden *nur functionell* eine Einheit und jeder für sich bleibt ohne Zusammenhang mit den anderen.

Einheitlicher finden wir Stützgebilde bei den *Cölenteraten*. Leistet hier auch das Integument bei den niederen Abtheilungen durch Abscheidung von »*Gehäusen*« eine Skeletfunction (Hydroidpolypen), so bildet sich doch schon bei diesen für die freien Theile des Körpers eine *Stützlamelle* aus, welche zwischen Ecto- und Entoderm und deren Abkömmlingen sich findet. Sie gewinnt local bei den Medusen bedeutendere Mächtigkeit, indem sie deren *Gallertschirm* bildet.

Darin erscheint ein bedeutender Stützapparat für den gesammten Körper, indem die anderen Organe an seiner ventralen Fläche angeordnet sind. Bei den niederen Medusen (Craspedoten) ist die Gallertscheibe von anscheinend homogener

Beschaffenheit. Bei manchen wird die glashelle homogene Substanz von feinen Fibrillen senkrecht durchsetzt. Endlich finden sich bei den acraspeden Medusen in der Gallertsubstanz Formelemente durch sich mannigfach ramificirende und in Fasern und Fibrillenbündel auslaufende Zellen dargestellt. Die anfängliche homogene Schicht ward durch den Eintritt von Zellen zu einem Gewebe und gelangte dadurch zu einem höheren Zustande. Die Gallertscheibe erhält aber noch eine weitere Bedeutung, indem sie sich in der Wand des Gastralsystems mit diesem weiter auf den die Mundöffnung tragenden Stiel erstreckt, woran wieder sehr zahlreiche Umgestaltungen sich knüpfen.

Von beschränkterer Bedeutung sind die manchen Craspedoten zukommenden Stützgebilde, welche als axiale Zellstränge die Tentakeln durchziehen (Trachynemiden, Aeginiden). Es sind an einander gereihte Formelemente mit festerer Membran versehen, so dass das Ganze bei praller Füllung der Zellen Resistenz empfängt und mit Knorpel verglichen werden konnte. Dieses Gewebe entstammt dem Entoderm, und bei manchen geht auch ein Ringcanal am Scheibenrande in einen solchen Zellstrang über. Auch manche Hydroiden besitzen in den Tentakeln Ähnliches. Das Wesentliche liegt in der Leistung der Stützfunction durch die Zellen selbst in Connex mit der von ihnen ausgehenden Membranbildung.

Die Stützlamelle und ihre Derivate treten an Bedeutung zurück mit der Bildung von anorganischen Substanzen im Mesenchymgewebe, wie wir sie unter den Anthozoen bei den *Alcyonarien* finden. Fast ausschließlich Kalksalze stellen mehr oder minder regelmäßig geformte Concretionen (Spicula) vor, welche bald zerstreut, bald in größeren, zusammenhängenden Massen auftreten. Durch ausgedehnte Concrescenz solcher Kalkspicula entstehen zusammenhängende Skeletbildungen (Tubiporen). Die einzelnen Spicula bewahren dabei ihre Selbständigkeit, werden aber durch eine Kittsubstanz fest mit einander verbunden. So entstehen röhrenförmige Skelete durch Verkalkung der Körperwand. Auf die gleiche Weise entstehen auch die festen *Achsenskelete* (manche Alcyonarien, Corallinen). Aber hier sind es innere Mesodermtheile, in welchen die Skeletbildung erfolgt.

In anderen Skeletbildungen (Gorgoniden und Antipathiden) tritt das Ectoderm in Wirksamkeit, indem an der Basis des sich festsetzenden Thieres eine »hornige« Platte abgeschieden wird, welche in ihrer Mitte an Dicke zunimmt, immer vom Ectoderm überkleidet. So wird allmählich das verlängerte Horngebilde zu einem inneren Skelet. In diesem durch Verzweigung mannigfaltig sich entfaltenden Skelet gewinnen bald organische, bald anorganische Substanzen das Übergewicht. Auch Alterniren der Materialien kommt vor.

Gleichfalls vom Ectoderm sich ableitende Skeletbildungen sind bei den *Madreporiden* verbreitet und entstehen wiederum von dem festsitzenden Fuße aus (Fußplatte, Sclerobasis). Auf dieser erscheinen radiäre Leisten, die sich nach bestimmten Gesetzen vermehren und zugleich an Höhe gewinnen, in Anordnung und Gestaltung an das Verhalten des Gastralsystems geknüpft, dessen Intersepten sie entsprechen. Centrale Verschmelzung der Leisten (Sclerosepta) ruft eine axiale Erhebung (Columella) hervor. Daran knüpfen sich noch andere Vorgänge, wobei

immer krystallinische Kalktheilchen als Material dienen, und so entstehen massive Gerüste zur Stütze der Weichtheile des Thierkörpers in der mannigfaltigsten Art.

Alle diese durch Hartgebilde verschiedener Constitution dargestellten »Skelete« *repräsentiren noch kein »Organsystem«* im eigentlichen Wortsinne. Wenn man auch jedes »Spiculum« physiologisch als Organ auffassen wollte, so spricht doch deren morphologisches Verhalten dagegen, und die ganze Erscheinung stellt sich in dieser Hinsicht unterhalb der für die metazoische Organbildung geltenden Normen. Aber es ist die Production stützender Gebilde bereits an bestimmte Bestandtheile des Organismus geknüpft. Wie die Stützlamelle und der Gallertschirm einem *Mesoderm* entsprechen, in welchem bei anderen Cölenteraten Hartgebilde entstanden, so ist es in wieder anderen Fällen das *Ectoderm*, welches durch Abscheidung die Stützfunction vollzieht.

Auch das *Entoderm* gelangt innerhalb der Cölenteraten zur Erzeugung stützender Gebilde bei den Trachymedusen und einem Theile der Hydroidpolypen. Die Tentakel besitzen hier eine aus einem Zellstrange gebildete Achse als Stütze. Bald bieten die Zellen verdickte Membranen dar, welche auf der Länge des Stranges zwischen den Zellen Scheidewände darstellen, bald ist es eine von einem Zellstrange gelieferte Abscheidung, die den ganzen Strang umhüllt und ihn als Stütze fungiren lässt, oder es besteht Beides zusammen.

Damit erscheint hier eine besondere Gewebsform in der Stützfunction. Da in andern Trachymedusen (Cunina) ein vom Entoderm ausgekleideter Ringkanal am Schirmrande durch Obliteration einen den Tentakelstützen ähnlich sich verhaltenden *Stützring* hervorgehen lässt, wird es wahrscheinlich, dass auch die Tentakelachsen auf ähnliche Art phylogenetisch entstanden. Bei Hydroidpolypen sind sie in directem Anschluss an das Entoderm erkennbar (Tubularia). Immerhin ist dem Gewebe dieser Stützbildungen eine neue Leistung zu Theil geworden. Sie erscheinen als gesonderte Organe und lassen diese Selbständigkeit auch in dem spangenartigen Fortsatze erkennen, welchen jede Tentakelachse gegen den Schirmrand aussendet.

Somit bestehen für Stützbildungen bei Cölenteraten vielerlei Wege der Genese und die Stützgebilde selbst sind unter sich die differentesten Theile. Diese Verschiedenheit kehrt auch in allen höheren Abtheilungen wieder, aber zumeist ist die eine oder die andere Art zur herrschenden geworden.

§ 75.

Während Einlagerungen von Kalktheilen im mesodermalen Gewebe in manchen Abtheilungen der Würmer vorkommen, auch in anderen Thierstämmen, wie z. B. bei Mollusken, nicht selten sind, ebenso bei den Brachiopoden bestehen, so gewinnen sie doch bei diesen entweder keine höhere functionelle Bedeutung, oder stellen mehr singuläre Bildungen vor. Anders verhält sich der Stamm der Echinodermen, bei denen aus solchen Depositionen im mesodermalen Gewebe ansehnliche Skeletbildungen hervorgehen.

Schon bei den Echinodermen-Larven spielen solche Bildungen eine hervorragende Rolle.

Das Kalkskelet der Larve bildet einen, meist aus einem Gerüst zierlich zusammengefügter, zuweilen gitterförmig durchbrochener Stäbe gebildeten Stützapparat. Er findet sich in den Classen der Echinoïden und Ophiuren verbreitet, bei denen die mannigfachen Fortsätze des Körpers durch solche Kalkstäbe gestützt sind, auch bei den Larven der Holothuroïden kommen Kalkgebilde vor. In dem Vorhandensein eines Kalkskelets bei den Larven ist zwar das beim Echinoderm sich ausprägende Verhalten im Allgemeinen gegeben, allein es ist nicht zu übersehen, dass jenes Larvenskelet der Form der Larve entspricht und nicht jener des ausgebildeten Echinoderms, wie denn auch kein Theil von ihm bleibend in die Echinodermanlage übergeht. Bei den Holothurien soll sogar ein mehrfacher Wechsel des Kalkskelets vorkommen.

Bei dem ausgebildeten Echinoderm ist das Bindegewebe des Integuments aber auch vieler innerer Theile der Sitz der Kalkdepositionen. Dadurch wird das Integument, hier als Perisom benannt, Stützorgan des Körpers, welches in manchen Fällen auch Fortsätze ins Innere des Körpers absendet. Durch letzteres entstehen verkalkte Bildungen, die als innere Skelete sich mit dem äußeren combiniren. Die Verkalkung ergreift nie die ganze Dicke der Körperwand oder des Perisoms. Eine unverkalkte dünne Gewebsschicht erhält sich sowohl innerlich, als auch an der Oberfläche, löst sich jedoch an einzelnen Theilen der Oberfläche frühzeitig ab, so dass verkalkte Partien zu Tage kommen, z. B. an den stachelförmigen Gebilden, sowie an anderen Vorsprüngen.

Die Ablagerung des Kalks geschieht immer in regelmäßiger Form. Es entstehen zierliche gitter- oder netzförmige Structuren, in deren Zwischenräumen weiche organische Substanz, von der jene Bildung ausging, sich forterhält. Alle Skeletstücke werden so von Weichgebilden durchzogen, und da, wo das Kalkskelet nur durch vereinzelte mikroskopische Einlagerungen repräsentirt wird, erscheinen diese meist in bestimmter Gestalt, charakteristisch für die Gattungen und Arten.

Die aus Kalktheilchen hervorgegangenen einheitlichen Skeletstücke stellen sich in den einzelnen Echinodermenclassen in den mannigfachsten, mit der Organisation der Abtheilungen eng zusammenhängenden Verhältnissen des Umfangs, der Form und der Anordnung wie der Verbindung dar. Ein näheres Eingehen auf diese Punkte liegt außerhalb unserer Aufgabe. Die Gesammtheit dieser Skeletbildung gehört weder ausschließlich dem Integument an, noch ist sie als inneres Skelet aufzufassen. Der Boden, auf welchem sie sich verbreitet, liegt im *mesodermalen Gewebe des gesammten Körpers*, und dadurch gelangt sie zu den verschiedensten Beziehungen. Die Skeletsubstanz repräsentirt aber auch hier kein Gewebe in histologischem Sinne, und dadurch erinnert die ganze Erscheinung an niedere, bei manchen Cölenteraten getroffene Befunde, wenn sie auch durch die Regelmäßigkeit der Vertheilung und Anordnung ihrer Producte sich weit über jene erhebt.

§ 76.

Die schon bei niederen Cölenteraten aufgetretene Bedeutung des Ectoderm für die Entstehung von Stützgebilden kommt in höheren Thierstämmen durch die Erzeugung cuticularer Schichten zu immer größerer Wichtigkeit. Wie solche Cuticularschichten den Körper bedeckend schon bei Würmern eine Stützfunction übernehmen (*Nemathelminthen*), bei anderen (*Rotatorien*) mit einer Gliederung des Körpers dieser sich anpassend einen Hautpanzer vorstellen, welcher bei den *Articulaten* (Arthropoden) seine den ganzen Organismus beherrschende Ausbildung empfängt, ward bereits beim Integument gewürdigt. Aus diesem Verhältnisse erklärt sich auch das Fehlen selbständiger innerer Stützgebilde in jenen Abtheilungen. Was von festeren Bildungen im Inneren des Körpers besteht, wird durch Fortsätze des *Hautskelets* (nach innen) dargestellt, oder ist von solchen ableitbar. Auch bei den Brachiopoden übernimmt die vom Integument gebildete Schale die Rolle innerer Stützen, und lässt von der dorsalen Klappe sogar bei einem Theile feste Spangen als Stützgebilde der Tentakelarme nach innen abgehen.

Auch im Molluskenstamme hat das Ectoderm durch die Production des Gehäuses die Lieferung von Stützorganen übernommen, wenn auch der Werth derselben vorwiegend in einem Schutze des Körpers liegt, und in der Einrichtung ganz andere Verhältnisse als bei anderen Cuticulargebilden zum Ausdrucke kommen.

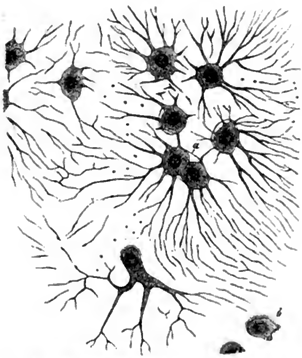
Allen diesen vom Ectoderm hervorgebrachten, mehr oder minder dem ganzen Körper dienstbaren Bildungen stellen sich solche gegenüber, welche nicht mehr zugleich Schutzorgane, sondern, *ohne genetische Beziehung zum Integument, auch in physiologischer Hinsicht reine Stützgebilde sind.* Damit ist eine Arbeitstheilung erfolgt, durch welche die Stützleistung, ohne Nebenbeziehungen ausgeübt, zum vollkommeneren Vollzuge gelangt. Wir haben auch diese Organbildung bereits bei den Cölenteraten gesehen. In den vom *Entoderm* ausgegangenen Zellsträngen der Tentakel der Trachymedusen waren ausschließlich stützende Theile gegeben, durch ein bestimmtes Gewebe geformt (S. 181). Solche Stützbildungen treffen wir nur sehr vereinzelt wieder, aber sie sind von großer Wichtigkeit, *weil sie einen neuen Weg bezeichnen,* welchen die Skeletbildung einschlägt.

Unter den Anneliden ist es ein Theil der Tubicolen (Sabellen), bei denen die Ausbildung am Kopfe entspringender respiratorischer Organe (Kiemen) diese Stützgebilde hervorrief. Wieder aus Zellen bestehendes Gewebe stellt diese vor, Cuticularmembranen umschließen die Formelemente, welche, wie bei den genannten Medusen, von Vacuolen durchsetzt sind und ihr Protoplasma in verschiedener Anordnung zeigen. Die cuticularen Membranen bilden eine Intercellularsubstanz. Das Gewebe ward als Knorpelgewebe gedeutet. Seine Abstammung ist noch nicht festgestellt.

In bestimmterer Art treffen wir Knorpel als Stützgewebe unter den *Mollusken*, zunächst bei *Cephalophoren*. Im Kopfe dieser Thiere liegen, von der Muskulatur des Pharynx umschlossen, zwei oder vier mehr oder minder innig mit einander verbundene Knorpelstückchen, die für andere Organe einen Stützapparat darstellen.

Reichlicher entwickelt treffen wir knorpelige Stützorgane bei den *Cephalopoden*. Das bedeutendste derselben liegt im Kopfe und dient als Hülle der Nervencentren, als Stütze der Seh- und Hörorgane, sowie als Ursprungsstelle von Muskulatur. Bei Nautilus wird dieser Kopfknorpel durch zwei median verschmolzene, vorn wie hinten in Fortsätze ausgezogene Stücke dargestellt. Um vieles mehr entwickelt ist er bei den Dibranchiaten. Er besteht aus einem mittleren, vom Ösophagus durchbohrten Theile und zwei Seitenflügeln, welche bald nur als flache Ausbreitungen erscheinen und dann zur Bildung von Orbiten mit accessorischen Knorpelplättchen versehen sind, bald in höherer Ausbildung auch nach oben in Fortsätze übergehen und die Orbita vollständiger umschließen. In dem vom Ösophagus durchsetzten Theile des Kopfknorpels lagert das centrale Nervensystem. Das Gewebe zeichnet sich durch die Fortsätze seiner Formelemente aus, welche entweder weit verzweigt sind (Fig. 92), oder bei dichterer Anordnung der Zellen kürzer, stets aber mit den benachbarten communiciren.

Fig. 92.



Knorpelgewebe aus dem Kopfknorpel von Sepia officinalis. 300/1.

Zu dem Kopfknorpel treten bei den Dibranchiaten noch andere knorpelige Skeletstücke. Ein Rückenknorpel ist das verbreitetste. Derselbe liegt bei den Sepien als ein halbmondförmiges Stück im vorderen Dorsaltheile des Mantels und setzt sich in zwei schmale laterale Hörner fort, die bei Octopus, wo das Mittelstück geschwunden, selbständig fortbestehen. Dazu kommt noch ein Knorpelstück im Nacken, sowie zwei Knorpel an der Trichterbasis (Schlossknorpel). Sie sind weniger constant als die an der Basis der Flossen liegenden Knorpelstücke, die bei allen mit Flossen versehenen Dibranchiaten zur Befestigung der Flossenmuskulatur bestehen.

Die Entstehung des Cephalopodenknorpels wird als vom Mesenchym ausgehend angesehen, es bestehen aber neuere das Ectoderm als Quelle erweisende Angaben. Am selbständigsten stellt sich der »Kopfknorpel« dar, welcher jedenfalls das *phylogenetisch älteste dieser Gebilde* ist.

Die verschiedenen als »Knorpel aufgefassten Bildungen«, wie sie oben dargelegt wurden, ordnen sich nach dem Gewebszustande in zwei Gruppen. Die eine umfasst das bei Anneliden (Sabella) vorkommende Stützgewebe, dem sich auch die Tentakelstützen von Medusen (Trachymedusen) anschließen. Hier tritt die Intercellularsubstanz noch nicht in den Vordergrund, und es scheint mit der cuticularen Substanz die pralle Füllung des von ihr umschlossenen Raumes, der nur theilweise vom Zellprotoplasma eingenommen wird, als Stütze wirksam zu sein.

Im Cephalopodenstützgewebe ergeben sich die von Intercellularsubstanz umschlossenen Räume nur vom Zellprotoplasma erfüllt. Die *Stützfunction ist ausschließlich der Intercellularsubstanz zugetheilt*, welche von den Zellenausläufern durchsetzt wird. Das Hauptgewicht für den Unterschied jener beiden Stützgewebsformen liegt in dem differenten Verhalten der Formelemente und der von ihnen eingenommenen Räume.

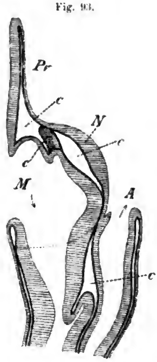
Vorstufen höherer Zustände.

§ 77.

Die Haupttypen der verschiedenen Skeletbildungen, welche wir bisher vorführten, hatten das Gemeinsame, dass sie, *ohne ein besonderes Organ zu sein, keinem einzelnen Organsystem dienten*, sondern dem gesammten Organismus, in welchem sie, mehr oder minder verbreitet, zu mehreren Organsystemen, wenn nicht zu allen, mehr oder minder ausgesprochene Beziehungen fanden. Wo sich für ein einzelnes Organ eine besondere Stützbildung hergestellt hatte, da ist es aus einer allgemeiner verbreiteten Skeletbildung entstanden, oder es sind nur locale, noch nicht der Gesammtheit des Körpers dienende Bildungen.

Im Gegensatze zu diesen überaus mannigfachen Stützbildungen stehen solche, in welchen nicht nur ein bestimmter Ausgangspunkt, sondern auch eine und dieselbe Beziehung zu einem Organsystem zur Erscheinung gelangte. Solcher Art von Organen begegnen wir schon bei sehr tief stehenden Lebensformen. Wie sie den verschiedensten Abtheilungen der Wirbellosen zugerechnet werden, giebt sich diese Vielseitigkeit der Organisation zu erkennen, welche eher zu der Auffassung derselben als isolirte Formen, als zu einer Einreihung in andere Abtheilungen führen muss. *Cephalodiscus* und *Rhabdopleura* sowie die Enteropneusta (Balanoglossus) repräsentiren derartige nur im Verhalten mancher Organsysteme an andere sich nähernde Formen, die aber wieder unter sich nicht geringe Differenzen bieten, und für welche vermittelnde Übergänge eben so wie die Vorfahren uns unbekannt sind. Ihnen ist aber unter Anderem gemeinsam, dass vom Eingange des Darmes her ein *Divertikel* dorsalwärts und vorwärts sich erstreckt. Bei Cephalodiscus liegt das Divertikel nicht direct unter der Nervenplatte, vom Cölom davon getrennt, bei Rhabdopleura erreicht es die Platte an ihrem Vorderrande, aber durch Vermittelung einer auch bei Cephalodiscus vorhandenen, zum Theil aus Zellen bestehenden, zum Theil gelatinösen Substanz, die aus der Wandung des Divertikels hervorging (vergl. Fig. 93 *c* über *M*).

Fig. 93.



Vordertheil des Körpers von Rhabdopleura im Mediandurchschnitte. Schema. *M* Mundöffnung. *A* After. *Pr* Proboscis. *c* Cölom. *N* Nervenplatte. *c* über *M* Divertikel. (Nach G. H. Fowler.)

Bei Balanoglossus bestehen die complicirtesten Verhältnisse, indem jenes

Divertikel sich in den sogenannten »Eicheldarm« fortsetzt, der aus ihm hervorgegangen erscheint und der Beziehungen zum Nervensystem entbehrt. Bei aller Verschiedenheit im Einzelnen ist aber bei allen eine homologe Bildung zu erkennen, die sich in der Beziehung zum Darm resp. zu dessen Vorraum ausspricht. Wir haben es also hier mit einem Organ zu thun, welches in der Hauptsache Beziehungen zum Darm aufweist, aus dessen Anfang es entsteht, während es noch nicht als exclusives Stützgebilde aufgefasst werden kann. Seine Anlagerung an den Rand der Nervenplatte bei Rhabdopleura giebt kein Recht, auch für die Anderen eine solche Bedeutung vorauszusetzen. Wenn wir daher uns Jenen nicht anschließen können, welche das Divertikel geradezu als »*Notochord*« bezeichnen, so stellt es doch, unbeschadet der Functionen, die es besitzen mag und unter deren Einfluss es entstand, ein bedeutungsvolles Organ dar, an welches wir alsbald wieder anknüpfen müssen.

Wir wollen auch beachten, dass jenes Divertikel sowohl am Anfange des Darmes als an der Grenze zwischen Ecto- und Entoderm bald mehr auf das eine, bald mehr auf das andere beziehbar sich darstellt.

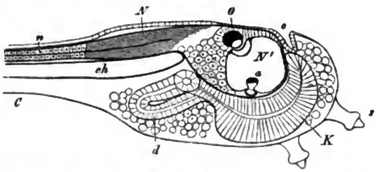
Keineswegs in unmittelbarem Anschlusse an die Organisation, aber doch wohl einem ähnlichen Zustande entsprungen, ergiebt sich das bei Tunicaten als *Chorda* auftretende Organ, welches bei einem Theile (Ascidien und Doliolum) eine vorübergehende, bei anderen (Appendicularien) eine dauernde Bedeutung empfängt. Ontogenetisch legt es sich aus dem Entoderm an, bei manchen Ascidien sehr deutlich aus jenem Zellmaterial, über welchem die erste Anlage des centralen Nervensystems entstand (Distaplia), so dass bereits eine Beziehung zu letzterem Organ, aber auch eine Übereinstimmung mit dem oben beschriebenen Divertikel in Lage und Baumaterial gegeben erscheint. Aber in der Ontogenese erscheinen viele phylogenetische Stadien zusammengezogen, und man kann für die Anlage der Chorda kein Divertikel mehr constatiren, wie ja selbst innerhalb der Ascidien von jenem Befunde manche Abweichungen bestehen (z. B. bei Clavellina). Dass aber ein hyponeural gelegener, *aus Zellen sich formender Strang* entsteht, bleibt eine allgemeine Erscheinung. Er besteht sehr bald aus größeren, nach außen breiten Zellen, welche sich dorsal und ventral gegen einander einschieben und später als hinter einander gereiht erscheinen. Sie lassen schon sehr früh Vacuolen auftreten, welche, sich vergrößernd, Protoplasma und Kern nach der Peripherie drängen. Schließlich erscheint ein wohl aus dem Zusammenfließen der einzelnen Vacuolen entstandener Hohlraum im Innern des Stranges. Von den Zellen selbst ist inzwischen eine dünne Membran als Umhüllung der Chorda entstanden, die *primäre Chordascheide* (KLAATSCH). Dann ist der Chordastrang ein Hohlgebilde, von einer continuirlichen, wohl halbflüssigen Masse erfüllt, die von den an der Peripherie erhaltenen Zellresten umgeben ist, wie diese selbst wieder von der cuticularen primären Chordascheide umschlossen wird. Wir wollen aber beachten, dass das Ganze aus dem Zellmaterial der Chorda selbst entstand. Die Wirksamkeit des Organs liegt in der Füllung des Rohres, welchem damit bei nicht aufgehobener Elasticität eine gewisse Resistenz zukommt.

Ihre Structur differenzirt sich nicht immer bis zu jener Höhe, sondern beharrt in einzelnen der vorhin angegebenen Stadien.

Die Ausdehnung der Chorda in die Länge ergiebt verschiedene Befunde und in vielen Fällen beginnt sie erst hinter dem vorderen Abschnitte des Nervensystems (Fig. 94 *N*).

Die bei dem ersten Erscheinen aufgetretene Beziehung zum centralen Nervensystem wird also nicht exclusive beibehalten, und es wird mit der Ausbildung des hinteren Körperabschnittes zu einem Locomotionsorgan, welches als Schwanz bezeichnet wird, die Chorda zu einem Stützorgan desselben, welches mittels der jener angeschlossenen Muskulatur den ganzen Körper bewegt. Die Beziehung zum Nervensystem ist aber damit nicht völlig gelöst, da letzteres sich noch über die Chorda fortsetzt. Die Chorda ist in ein neues Verhältnis getreten, und bei den Appendicularien behält sie diese Function, welche bei Ascidien mit dem Schwanze nur auf die Dauer des Larvenlebens beschränkt bleibt. Bei anderen (Salpen) wird sie gar nicht mehr angelegt. So geht das Organ in derselben großen Abtheilung, in der es entstanden, mit geänderten Verhältnissen der Gesammtorganisation wieder verloren, um erst bei den Vertebraten wieder aufzutreten. Seine Genese aus dem Entoderm, wie die Lage unterhalb des centralen Nervensystems und oberhalb des Darmes sind, wie auch die Textur, *im Wesentlichen* die gleichen, und da es fernerhin die Dorsalregion des Körpers in dessen ganzer Länge durchzieht, wird es als *Chorda dorsalis* bezeichnet.

Fig. 94.



Ascidienembryo mit nur einem Theil des Schwanzes *C*. *N* Nervencentrum, vorn eine Höhle *N'* bildend, hinten in *n*, einen Nervenstrang, fortgesetzt. *O* Auge. *a* Gehörorgan. *K* Anlage der Kiemenhöhle, *d* des Darmes, *o* des Mundes. *ch* Chorda. (Nach Kupffer.)

Die Auffassung jenes Divertikels als einer der Chorda noch fremden Bildung widerstreitet nicht der Annahme, dass die Chorda aus einem ähnlichen Organ entstand. Die Ontogenese der Chorda bei Tunicaten aus dem Entoderm ist phylogenetisch absolut unverständlich, wenn ihr nicht ein mit dem Darme functionell und morphologisch verbundenes, von ihm erzeugtes Organ vorausging, aus dessen Umbildung die Chorda entstand. Was ist aber klarer, hört man sagen, als dass Zellen aus dem Entodermverband sich zu einem Strange fügten, der unter dem Nervensystem eine Stützfunction ausübt. Ich muss antworten, dass diese Vorstellung durchaus unklar ist. Sie beruht auf der alten teleologischen Auffassung, *die überall in der Ontogenese noch herrscht:* Zellen lösen sich ab, weil sie *später* eine besondere Bedeutung erlangen. Das Ende soll also zugleich Anfang, das Ziel Ursache sein! Oder soll jenes Entodermmaterial gleich bei der erstmaligen Entstehung in seiner ganzen Masse eine Chorda vorgestellt haben? Es käme das einer Negation der Entwickelung gleich. War es aber eine successive Entwickelung, von geringen Anfängen aus, zuerst mit wenigen Zellen beginnend, so muss man fragen, was so ein paar

Zellen sollen für die Stützfunction? Die Antwort, dass sie sich vermehren und die Chorda bilden, haben wir vorhin zurückgewiesen, denn es handelt sich gar nicht darum, was sie werden *wollen*, sondern darum, was sie *sind*. So gelangen wir von allen Seiten her zur Einsicht des Ungenügens der ontogenetischen Thatsache bezüglich der Genese der Chorda aus dem Entoderm, und verstehen die Nothwendigkeit, einen Vorläufer der Chorda zu ermitteln, ein Organ, welches nicht als Stützorgan auftrat, sondern diese Bedeutung erst successive, unter dem Aufgeben seiner ursprünglichen Function erlangt hat. Ein solches Organ ist jenes Divertikel. Wenn ich darin SPENGEL in seiner Besprechung dieser Fragen (Enteropneusten. S. 691 ff.) beistimme, dass jenes Divertikel noch keine Chorda sei, und es auch nicht als einen directen Vorläufer der Chorda der Tunicaten betrachte, so wenig als die Divertikelbesitzer die directen Vorfahren der Tunicaten sind, so kann ich doch der Argumentation gegen jede Beziehung des Divertikels zur Chordabildung nicht zustimmen. Sie sind gegen die einzelnen Fälle gerichtet. Weil aus dem Eicheldarm von Balanoglossus eine Chordabildung nicht abgeleitet werden kann, wird die Chorda überhaupt nicht von einem solchen Zustande herstammen. Dieser Formulirung setze ich eine andere entgegen. Wenn die Chorda mit Nothwendigkeit von einem aus dem Darm entstandenen Organ phyletisch abgeleitet werden muss, so darf ein Divertikel an der Localität, von welcher die Chorda phyletisch ausging, als ein Anfangszustand der Chorda angesehen werden. Aus einem solchen, mit Beziehung auf die Chorda indifferenten Zustande können mancherlei Bildungen entstehen, aber bei den Vorfahren der Tunicaten müssen sie zur Chordabildung geführt haben, denn diese ist bei den Nachkommen da, und wenn die Divertikelbildung auch nicht mehr besteht, so deutet doch deren Verbreitung in sonst divergenten niederen Formen auf ein allgemeineres Vorkommen, an dem auch die Vorfahren der Tunicaten Theil nahmen.

Von Wichtigkeit für diese Frage ist auch die Angabe, dass bei Amphioxus die erste Sonderung des in die Chorda übergehenden Gewebes an einer Örtlichkeit beginnt, wo keine Differenzirung von Ectoderm und Entoderm stattgefunden hatte (LWOFF).

Vom Skelet der Wirbelthiere.

Ererbte Einrichtung und ihre Bedeutung.

§ 78.

In mehreren kleinen Gruppen der Wirbellosen sahen wir die Entstehung eines Organs, welches in bestimmter Lagebeziehung zum gesammten Körper, hauptsächlich als Stützgebilde für das centrale Nervensystem, sich erkennen ließ, bei den Tunicaten auch noch andere Beziehungen erwarb. Dieses als *Chorda dorsalis*, Rückensaite, bezeichnete Gebilde herrscht auch bei den Vertebraten im Wesentlichen in denselben Lageverhältnissen vor. Wir schließen daraus, *dass es vom Wirbelthierstamme ererbt ward*, und werden es als eines der ältesten betrachten dürfen. Diese Bedeutung erklärt seine allgemeine Verbreitung durch alle Abtheilungen der Vertebraten, indem es auch da, wo längst seine Function auf andere Bildungen überging, in frühen ontogenetischen Stadien wenigstens eine Zeit lang existirt. Es bewahrt auch im Wesentlichen seine Structur aus Zellen, in welchen Vacuolen entstehen und welche mit einer Wand sich umgeben. Jede Zelle, mit ihrer Wand jener der benachbarten dicht anschließend, verharrt nach der völligen Sonderung

des als Längsstrang den Körper durchziehenden Organs im Ruhezustande, und erfüllt ihre Leistung nicht immer durch ihre eigene Beschaffenheit, sondern nur durch die Vereinigung mit den anderen, mittels einer die Gesammtheit des Stranges überkleidenden Hülle oder Scheide. Die *Chordascheide* ist das Product einer Abscheidung von Seite der Chordazellen, also eine Cuticularbildung, die *primäre Chordascheide* haben wir schon bei den Tunicaten gesehen. Zu ihr tritt eine zweite bei den Cranioten, die *secundäre Chordascheide*. Obwohl anfänglich homogen sich darstellend, bleibt sie doch keineswegs immer in diesem Zustande, sondern bietet in verschiedener Weise fibrilläre Zerklüftung dar, auch noch manche andere hier nicht zu betrachtende Veränderungen.

Auf dem Bestehen dieser Scheiden beruht ein neuer Theil der Bedeutung der Chorda als Stützorgan. Die mit einer gewissen Resistenz begabte Scheide erscheint als ein mit dem weicheren Materiale der Chordazellen gefüllter Schlauch, welcher durch die pralle Füllung ein bestimmtes Maß von Rigidität und zugleich Elasticität empfängt. *Dadurch wird die Chorda zu einem Stützgebilde eigener Art*, verschieden von den meisten Stützbildungen bei Wirbellosen durch seine Eigenschaften, wie durch die ihm zukommende Lage im Inneren des Körpers, welchen es als ein *einheitliches Organ* durchzieht. Ihre Elasticität findet Verwerthung bei der Muskelaction, erspart Muskelarbeit, indem sie bei der Ortsbewegung den durch die Muskulatur elastisch gekrümmten Körpertheil ohne Muskelbetheiligung wieder zur Streckung bringt.

Durch die Chorda *gelangt der Organismus der Wirbelthiere zu einer höheren Stufe der Einheitlichkeit*, als jene Wirbellosen darboten, welche mit den Vertebraten einen metameren Aufbau des Körpers theilen. Dort verknüpft sich die metamere Anlage der Muskulatur der einheitlichen Stütze mit einer Metamerie des gesammten Körpers, die, wie oft und vielartig z. B. bei Articulaten, sie auch durch den engeren Zusammenschluss von Metamerencomplexen aus der primitiven Gleichartigkeit trat, doch niemals zu völliger Unterordnung gelangte. Zu dieser kommt sie erst bei den Vertebraten, bei denen die Chorda nicht bloß das centrale Nervensystem bei seiner Längenentfaltung in der Einheitlichkeit erhält, sondern auch andere Organsysteme, selbst das metamer angelegte Muskelsystem, wie gezeigt werden soll, vor der Fortdauer dieses niederen Zustandes und der weiteren Ausbildung in metamerer Richtung bewahrt. Wenn auch für alle diese, die überaus hohe Bedeutung des Chordaorgans erweisenden Verhältnisse die directe und unmittelbare Beziehung der Chorda nicht in Anspruch genommen werden kann, so ist sie es doch überall mittelbar. Von allen Punkten jener Fragen leiten causale Momente auf die Chorda zurück. Ihr Fehlen ist nicht denkbar ohne solche Veränderungen des gesammten Organismus, die weit von jenen Zuständen abführen müssten, wie sie im Wirbelthierkörper zum Ausdruck kommen.

Der hohe Werth der Chorda dorsalis hat außer in der Structur derselben auch in der Lage des Organs seinen Ursprung, und diese selbst knüpft an die Genese an und ist von dieser bestimmt. Die Ontogenese führt auf das Entoderm zurück, von dessen Zellverband die Anlage des Chordastranges sich löst, und

damit unterhalb des centralen Nervensystems, zwischen dieses und das Darmrohr sich bettet. Wie von der Darmwandanlage, wie sie im Entoderm besteht, ein Stützapparat, wie ihn die Chorda vorstellt, hervorgehen kann, bleibt unverständlich. Auch hier liefert die Ontogenese kein treues Bild. Beachten wir aber jene niederen Formen (z. B. Rhabdopleura), in welchen nicht sowohl die Darmwand, als die Eingangsstelle des Darmes, wo ecto- und entodermale Körperschicht an einander grenzen, die ersten einfachen Zustände eines mit der Chorda vergleichbaren Stützgebildes entstehen lässt, beachten wir ferner, dass auch bei Vertebraten das erste zur Chordaanlage bestimmte Material einer ähnlichen indifferenten Localität des embryonalen Körpers entstammt, so gelangt man zu der Vorstellung, dass die später dem Entoderm in Bezug auf die Chordabildung zukommende Leistung eine ihm allmählich übertragene sein wird. Auch die Chorda ist phylogenetisch nicht mit einem Male in ihrer ganzen Länge entstanden, wie sie ja auch ontogenetisch noch den Process einer allmählichen Sonderung in die Länge erkennen lässt. Der vorderste Theil hat demnach als der älteste zu gelten, ähnlich wie dieses auch für die Anlage des Centralnervensystems Geltung hat. Dieser vorderste Theil der Chorda ist nun auch der aus der ecto- und entodermalen Übergangsstelle entstandene. Auf dem allmählich sich verlängernden phylogenetischen Wege schlossen sich neue Gewebstheile successive dem ersten Bestande an und wurden fernerhin ontogenetisch vom Entoderm geliefert. Indem wir den Ausgangspunkt für den Process der Chordabildung in niedersten Zuständen sehen, in welchen das Entoderm noch nicht die volle Herstellung der Chordaanlage übernommen hat, wird daraus zugleich das spätere Verhalten begreiflich, bei welchem das Entoderm von vorn nach hinten fortschreitend betheiligt sich zeigt. Mit der Phylogenese der Chorda muss auch jene des Centralnervensystems Hand in Hand gehend gedacht werden, wie das auch durch die Ontogenese bekundet wird.

Die Lage der Chorda verleiht derselben einen großen Reichthum von Beziehungen. Sie empfängt mesodermale Abkömmlinge in ihrer Umgebung, hat über sich das centrale Nervensystem, unter sich dem Darmsystem zugehörige oder doch aus demselben hervorgegangene Theile. Der Längsachse des Körpers folgend, repräsentirt sie dessen Achsenskelet. Aus ihrer Lage bestimmt sich der Körper in eine *dorsale* und *ventrale Region*, die auch dann noch ihre Normen behalten, wenn an die Stelle der Chorda bereits andere Stützgebilde getreten sind.

Mit der Chorda nimmt noch ein besonderes Gebilde seine Entstehung aus einem Theile des entodermalen Materials und formt sich zu einem *subchordalen*, aus Zellen zusammengesetzten Strange. Diese bei niederen Vertebraten verbreitete, bei den höheren vermisste *Hypochorda* stellt eine räthselhafte Bildung vor. Es ist ein genuin entodermales Product, auf welches beim Darmsystem zurückzukommen sein wird.

Das Skelet der Acranier.

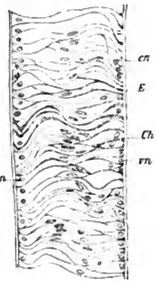
§ 79.

Als hauptsächlichstes Stützgebilde des Körpers bewahrt die Chorda dorsalis ihre primitive, schon bei Tunicaten ausgesprochene Bedeutung, und nimmt ihren

Weg unterhalb des Nervensystems, dessen vordersten Theil sie sogar überschreitet, um sich verjüngt ins vorderste zugespitzte Körperende fortzusetzen. Da dieser Befund nicht bei dem ersten Zustande gegeben ist, vielmehr erst später erscheint, haben wir ihn wohl als secundären anzusehen und finden in ihm keinen Widerspruch gegen die Ursprünglichkeit der Beziehung der Chorda zum Nervensystem. In der Beschaffenheit des Chordagewebes walten manche, lange Zeit missdeutete Eigenthümlichkeiten, die jedoch von den bei allen Chordabildungen bestehenden Verhältnissen nicht wesentlich abweichen (LWOFF).

Die *Chordastructur* zeigt sich in ihrem Aufbau im Anschluss an die Tunicaten, in so fern die cellulāre Anlage eine *primäre Chordascheide* als Abscheidung hervorgehen lässt. Sie stellt die *Elastica* vor, welcher wir auch fernerhin begegnen. Das Zellenmaterial lässt centrale größere Elemente unterscheiden, und deren geschlossene kleinere, die aber nur oben (dorsal) und unten (ventral) bestehen (vergl. Fig. 95). Die Vacuolisirung der größeren, zu einer Säule geordneten Elemente, sowie die Abscheidung von dünnen, von den benachbarten Zellen her gegen einander gerichteten und sich vereinigenden Membranen, lässt aus letzteren eine Zusammensetzung der Chorda aus Plättchen entstehen, welche vertikal hinter einander sich folgen, und durch abgeplattete Zwischenräume — die Reste der Vacuolen — mehr oder minder von einander getrennt sind. An diese die Reste der Kerne führenden Plättchen schließen sich dorsal und ventral (vergl. Fig. 96 *zz*) die kleinzelligen Elemente (W. MÜLLER) an, welche hin und wieder auch eine laterale Erstreckung finden.

Fig. 95.



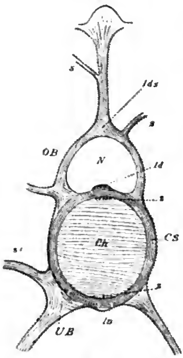
Ein Stück Chorda von Amphioxus im Medianschnitt. *Ch* Chordazellen. *vn* ventrale, *dn* dorsale Seite mit kleineren Zellen. *cn* centrale Elemente. *E* Scheide. (Nach KLAATSCH.)

Ein Fortschritt gegen die Tunicatenchorda liegt wesentlich in der Bildung der cuticularen Plättchen und den zertheilten Vacuolen, wodurch die Elasticität der Chorda eine Steigerung empfängt, und, dem voluminöseren Körper gemäß, höheren Anforderungen zu entsprechen vermag.

Für die Stützfunction des Organs in Bezug auf den gesammten Körper ist die *Umgebung der Chorda* von Wichtigkeit. Um die feine primäre Chordascheide befindet sich noch eine, von Manchen als »äußere Chordascheide« beschriebene Gewebsschicht, welche sich sowohl aufwärts als abwärts an bestimmten Localitäten fortsetzt. Nach oben (dorsal) tritt sie unter basaler Verbreiterung in die Umschließung des Centralnervensystems. Die jederseits von der Umgebung der Chorda ausgehende Lamelle vereinigt sich dorso-median mit der anderseitigen und setzt sich dann als *corticales Längsseptum* bis zum Integumente fort (Fig. 96 *lds*). In ähnlicher Art wie hier dorsal geht auch ventral jederseits eine Lamelle ab und erstreckt sich schräg ventralwärts in die Körperwand. Durch diese Lamellen

werden bogenförmige Gebilde erzeugt, welche in der Länge des Körpers sich continuirlich erstrecken. Von ihnen gehen noch andere untergeordnete Längssepta aus, welche hier nicht zu betrachten sind. Alle bestehen aus fein fibrillärem Gewebe, welches hin und wieder homogen sich darstellt, und nur höchst spärliche Zellen umschließt. Solche fehlen auf großen Strecken und spielen, wie es scheint, eine nur untergeordnete Rolle. Diese beiden von der Chorda ausgehenden *Bogenbildungen* unterscheiden wir als *obere* (Fig. 96 *OB*) und als *untere* (*UB*) und sehen in ihnen, wie auch in ihren secundären Fortsetzungen, das Abscheideproduct des an ihrer Außenfläche befindlichen mesoblastischen Zellenmaterials.

Fig. 96.



Querschnitt der Stützgebilde von Amphioxus. *Ch* Chorda. *z, z* obere und untere Zellenreihen. *CS* Chordascheide. *lv, ld* Verdickungen der Scheide. *OB* obere Bogen. *UB* untere Bogen. *lds* dorsales Längseptum. *s, s'* seitliche Septa. *N* Neuralcanal. (Nach Klaatsch.)

Mit den oberen und unteren Bogenbildungen begegnen sich im Allgemeinen vertical gerichtete Querlamellen von ähnlicher Beschaffenheit, welche zwischen den einzelnen Myomeren entstandene Scheidewände des Muskelsystems, Muskelsepta (Myocommata) (Fig. 96 *s s'*) vorstellen. Mit den Bogen zusammentreffend, verstärkt ihr Gewebe die Bogen ebensowohl, als sie durch diesen Zusammenhang an den Bogen und auch an der Chorda, an letzterer theils unmittelbar, theils mittelbar eine Stütze finden. Durch diese Muskelsepta wird die Continuität der Bogenbildung in der Länge des Körpers nicht unterbrochen, die Gesammtheit jener Lamellen wird aber dadurch gegliedert, und die in den Muskelsepten ausgesprochene Metamerie gelangt auch an den Bogen zum Ausdruck in der Gewebsverstärkung, welche jegliches Muskelseptum dem Bogen zuführt. Für diese Verhältnisse ist das periphere Verhalten der Septa, ihre Krümmung etc. von untergeordnetem Belang.

Diese Einrichtung lässt sich als Stützapparat nicht verkennen. Wenn auch das ihn darstellende Gewebe an sich für die Stützfunction geringe Leistung äußert, so ist es doch durch die Beziehungen der Bogen wie der Muskelsepta zur Chorda mit diesem entschiedenen Stützorgane in Zusammenhang und empfängt von daher eine Erhöhung seiner Bedeutung. Für die Beurtheilung derselben ist die Rücksichtnahme auf die Beschaffenheit des Gesammtorganismus sowohl hinsichtlich seiner Consistenz als auch seines relativ geringen Volums von Belang, denn aus beiden entspringen die Ansprüche auf die Stützfunction, denen wir hier in ihrem mindesten Maße begegnen. Die stützende Bedeutung der Muskelsepta drückt sich auch in dem Verhalten der von ihnen gesonderten Muskulatur aus. Jedes Septum dient zur Befestigung derselben, ist dadurch Ursprungs- und Insertionsstelle. Bei der Muskelthätigkeit kommt daher die axiale Verbindung der Septa zur vollen Geltung, indem durch dieselbe die Muskelwirkung am gesammten Körper sich zu äußern

vermag. Die Gesammtheit der von der Umgebung der Chorda im Körper sich verbreitenden Stützbildungen lässt auch die Bedeutung der Chorda in hellerem Lichte erscheinen, als ein centrales, richtiger axiales Organ, *welches seine Leistung nicht auf sich selbst beschränkt, sondern in jenen Fortsatzbildungen von Stützgeweben auch peripher zur Entfaltung gebracht hat, indem es mit jenem Gewebe in Zusammenhang steht.*

Wenn wir auch das von der Chorda ausgehende Gerüstwerk in seiner Gesammtheit dem Skeletsystem zurechnen dürfen, es als »membranöses« oder »häutiges Skelet« auffassend, so nehmen darin doch die beiden als *obere* und *untere Bogen* bezeichneten Fortsätze, mit breiter Basis der Chorda angefügt, eine besondere Stelle ein, und zwar als die ersten und einfachsten Anfänge von höheren Bildungen, für welche sie zunächst die Örtlichkeit bezeichnen, die bei den Cranioten von größter Bedeutung wird. Wir sehen somit schon bei den Acraniern eine Vorstufe vollkommnerer Einrichtungen, und es ist nicht bloß die Chorda, welche das Skeletsystem repräsentirt, sondern auch *außerhalb von ihr* hat sich der Ansatz zu einer Skeletbildung gestaltet.

Während diese Einrichtungen für das Verständnis fernerer Zustände des inneren Skelets grundlegend werden, sind andere scheinbar von minderer Tragweite, verdienen aber die gleiche Berücksichtigung, da sie zum Theile wenigstens auf niedere Zustände verweisen. Ein Stützapparat liegt den den Vorhof des Mundes umkränzenden »Cirren« zu Grunde. Er besteht aus einem, in einzelne an einander schließende Stücke gegliederten Ringe, welcher längere, spitz auslaufende Fortsätze in die Cirren entsendet, einen von jedem Abschnitte des Ringes. In der Structur stimmen die Cirrenstäbchen mit der Chorda überein, auch durch den Besitz einer Scheide, so dass daran gedacht werden darf, es möchte für Cirrenstäbchen wie für die Chorda ein gemeinsamer Ausgangspunkt der Genese bestanden haben.

Die Structur der *Chorda dorsalis* bietet eine aus der Entwickelung hervorgegangene Eigenthümlichkeit. Die im ersten Zustande hinter einander liegenden Elemente schieben sich mit ihrer Vermehrung dichter an einander, so dass sie nun scheibenähnlich abgeplattet erscheinen. Die jüngeren Formationen erhalten sich dabei nur je in einer Längszone der oberen und unteren Medianlinie der Chorda, wo dann auch später noch Kerne anzutreffen sind. Die Cuticularmembranen der Zellen zwischen jenen beiden Zügen bilden dann ein auf dem Längsschnitte in verticaler Richtung entfaltetes Maschenwerk, während Querschnitte vorwiegend transversal verlaufende Züge darstellen. Diese von der Chorda der Cranioten abweichende Structur trug seiner Zeit dazu bei, Amphioxus als einen den Vertebraten völlig fremden Organismus zu erklären!

Über Bau und Entwickelung der Chorda s. B. Lwoff, Mitth. aus d. zool. Stat. zu Neapel. Bd. IX, wo auch die früheren Angaben nachzusehen sind. Ferner H. Joseph, Das Achsenskelet von Amphioxus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIX. H. Klaatsch, Beitr. z. vergl. Anat. d. Wirbelth. III. Morph. Jahrb. Bd. XXII. Hinsichtlich feinerer Structuren s. V. v. Ebner, Über den Bau der Chorda dorsalis von Amphioxus. Sitzungsber. d. K. Acad. Math.-Naturw. Classe. Bd. CIV.

Über den Bau der Mundcirren s. Rolph (l. c.). Derselbe hebt auch den Anschluss des die Cirren entsendenden Ringes an die Chorda hervor. Der Ring besitzt an letzterer eine Stütze. Die Anlagerungsstelle scheint dem ursprünglich vorderen

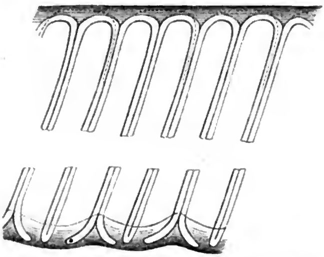
Ende der Chorda zu entsprechen. Die Entstehung des Cirrenringes fällt aber in eine spätere Periode als die Ausbildung des vordersten Körperendes, in welches die Chorda sich fortsetzt.

Der *perichordale* Stützapparat kommt in seiner Textur mit jenen ersten Zuständen des Bindegewebes überein, in welchen dasselbe als eine fibrillär sich sondernde Abscheidung sich darstellt und erst nach und nach Formelemente aufnimmt. Am perichordalen Stützgewebe ist noch ein dorsaler und ventraler Längszug in der Medianlinie unterschieden worden, auch an der Vereinigungsstelle der beiderseitigen oberen Bogen, Befunde, welche durch die Wiederkehr in höheren Zuständen von Bedeutung sind. H. Klaatsch, Beitr. z. vergl. Anat. d. Wirbelsäule. I. Morph. Jahrb. Bd. XIX. Die Asymmetrie der Myocommata, welche sich nothwendigerweise auch an den Anschlussstellen an die oberen und unteren Bogen äußert, kann als eine erst ontogenetisch erworbene (Hatschek), nicht als ein Grund gelten, das hier bestehende Vorbild höherer Zustände in Abrede zu stellen, oder die Bedeutung abzuschwächen, welche jenen peripheren Stützbildungen in jener Hinsicht zugesprochen werden muss. Wenn wir von diesen im Körper verbreiteten Stützapparaten nur jene Abschnitte hervorhoben, welche als Ausgangspunkte von Neugestaltungen Wichtigkeit erlangen, so sollten damit andere Fortsetzungen des membranösen Gerüstwerkes des stützenden Werthes für Amphioxus nicht entkleidet werden, obwohl er gewiss ein minderer ist, als jener der in näherer Umgebung der Chorda befindlichen Strecken.

Völlig verschieden von dem in der Chorda oder in den Mundcirren gegebenen Stützapparate ist jener, welcher in den Kiemen zur Entstehung gelangt. Dieses *Kiemenskelet* wird aus homogener, ein Gitterwerk formenden Substanz dargestellt, und entbehrt des unmittelbaren Zusammenhanges mit den anderen Stützgebilden.

Die es zusammensetzenden »*Stäbchen*« sind locale Verdichtungen einer von der Epidermis ausgeschiedenen Basalmembran (Hatschek), in welche jene festeren Gebilde auch im allmählichen Übergange anzutreffen sind. Die Anordnung dieser Skeletstäbchen zeigt sie dorsal in bogenförmigem Zusammenschlusse, während sie ventral getrennt endigen, und zwar theilt sich alternirend je ein Stäbchen in zwei divergirende Schenkel. Man kann sich so jeden dieser »Gabelstäbe« aus zwei mit einander vereinigten Stäbchen bestehend vorstellen, deren jedes dorsal in das Interstitium zwischen je zwei Gabelstäbchen umbiegt. Hier vereinigen sich die von je zwei Gabelstäben kommenden Bogen wieder zu einem einheitlichen, das Interstitium durchsetzenden und ventral frei endenden Stäbchen, dem »Zungenstab« (vergl. Fig. 97).

Fig. 97.



Ein Stück des Kiemenskelets von Amphioxus in seinen dorsalen und ventralen Theilen. Das zwischen Befindliche ist weggelassen. (Nach Rolph.)

Dieses gesammte, vorn ventral mit kürzeren Bildungen beginnende Stützwerk bietet eine schräge Anordnung, von oben und vorn nach hinten und unten gerichtet,

und endet hinten, indem die Länge seiner Theile von der Ventralseite her allmählich abnimmt. Das Verhalten auf beiden Seiten ist aber *nicht streng symmetrisch*, es erfährt vielmehr ein Alterniren der Bildung, wie ein ähnliches Verhalten auch andere Organisationsbefunde betrifft, und von einer secundären Verschiebung der Kiemen abhängig ist. Wie das Stützwerk mit dem Auftreten der Kiemenspalten in den Wänden derselben successive entsteht, so zeigt es sich auch in seiner Ausdehnung streng auf jene Region beschränkt, und bietet auch keine anderen Leistungen.

Es erinnert in Textur und Genese an niedere Zustände und lässt, indem es nicht auf höhere Abtheilungen übergeht, auch von dieser Seite die Acranier von den Cranioten in weiter Entfernung erscheinen.

Für das Detail des Skelets bestehen noch manche Besonderheiten. An der dorsalen Verbindung der Gabelstäbe tritt ein bügelförmiges Stück von der Außenseite der Gabel ab und begiebt sich an die nächst vorhergehende Arcade (in Fig. 97 angedeutet). Wichtiger ist das Vorkommen *querer Verbindungsbrücken* zwischen den Gabelstäben, welche unter den Zungenstäben hinweglaufen. Durch diese Verbindungen (Synaptikel, Spengel) wird der Raum zwischen den Längsstäben in zahlreiche kleinere Spalten zerlegt und es entsteht, abgesehen von der Bedeutung dieses Befundes für die Kiemen, ein an die Kiemenstructur der Tunicaten erinnerndes Verhalten. Treten diese Einrichtungen auch als secundäre auf, so bringen sie doch die Kluft wieder zum Ausdruck, welche Amphioxus von den übrigen Wirbelthieren trennt.

Über das Kiemenskelet s. vorzüglich Joh. Müller (l. c.), auch Schneider (l. c.), Rolph (l. c.). Bezüglich des feineren Baues s. J. W. Spengel, Beitrag z. Kenntn. d. Kiemen des Amphioxus. Zoolog. Jahrbücher. Bd. IV.

Vom Skelet der Cranioten.

Neues Baumaterial und seine Verwendung.

a) Knorpel.

§ 80.

Die große Bedeutung, welche die materielle Beschaffenheit des Craniotenskelets sowohl für dessen functionelle Verhältnisse, als auch in morphologischer Hinsicht gewinnt, muss zu einer besonderen Würdigung der neuen Befunde führen, welche von den Geweben ihren Ausgang nehmen. Die perichordalen Stützgebilde des Acranierzustandes boten sich größtentheils als Abscheidungen dar, welche nur selten durch die Aufnahme von Formelementen sich höher modificirt hatten. Es wird dadurch an die Beschaffenheit vieler Skeletbildungen im Bereiche der Wirbellosen erinnert. Dazu treten die Cranioten in einen Gegensatz, indem hier *neue Gewebsformationen* in Wirksamkeit treten und durch höhere Leistungen das Gesammtskelet auf eine höhere Stufe hoben. Wir sehen daher vorläufig von der Chorda und dem ihr bei den Cranioten bereiteten Schicksale ab, um sie erst wieder bei dem Achsenskelet aufzunehmen, welches um sie sich aufbaut, wie schon bei Amphioxus eine Vorstufe davon erschienen war.

An erster Stelle der neuen Gewebsformationen begegnen wir dem **Knorpelgewebe**. War dieses auch schon bei Wirbellosen, am ausgeprägtesten bei Mollusken (S. 183), anzutreffen, so kam ihm doch hier noch keineswegs jener mächtige Einfluss auf die fortschreitenden Umgestaltungen im Gesammtorganismus zu, wie die cranioten Wirbelthiere ihn aufweisen. Seine Bedeutung war mehr localer Natur und bleibt es selbst bei größerer Verbreitung (decapode Cephalopoden). Bei den Cranioten kommt es *perichordal*, in den bereits bei Amphioxus membranös vorhandenen oberen und unteren Bogen zur Erscheinung. Mögen dort hin und wieder in die fibrilläre Stützsubstanz eingesprengte Zellen die Umwandlung in Knorpelzellen durchmachen, oder mögen vielleicht anders woher neue Formelemente hier eine Niederlassung gründen, so ist doch immer in der verstärkten Bogenbahn der Ausgangspunkt.

Über die *Herkunft des Knorpelgewebes* bestehen noch wenige sichere Thatsachen. Wenn wir auch die Autochthonie als Bestimmungsprincip verwerfen müssen, da wir an so vielen Theilen Verschiebungen und Wanderungen von Gewebselementen sehen, so ist doch damit allein nichts Positives gewonnen. Manche Thatsachen verweisen auf die Abstammung vom Ectoderm. Schon für den Knorpel der Cephalopoden bestehen Nachweise (KLAATSCH), und bei Cyclostomen (Petromyzon) ist die Genese des knorpeligen Kiemengerüstes aus dem Ectoderm dargethan (v. KUPFFER). Damit ist aber die Schwierigkeit für die Vorstellung der Chondrogenese an anderen Örtlichkeiten keineswegs gehoben, denn man kann aus jenen Angaben durchaus noch nicht folgern, dass eingewanderte, ich möchte sagen auf Abenteuer ausgehende, ectodermale Formelemente um die Körperachse jene Ansiedelungen gegründet haben möchten. Diese lassen vielmehr phylogenetisch eine Continuität mit dem Ectoderm voraussetzen, welche vorerst nicht begründbar ist. Auch darf daran gedacht werden, dass im ectodermalen Ursprunge von Kiemenbogen ein cänogenetischer Vorgang gegeben sein kann.

Aus der Beschaffenheit des Knorpelgewebes erwächst dessen Bedeutung für die Stützfunction im Allgemeinen und für die Skeletentfaltung im Besonderen. Von größerer Festigkeit als die membranöse Stützsubstanz und doch dabei biegsam erfüllt es höhere Ansprüche, sei es für den Schutz unter knorpeligen Theilen sich bergender Organe, sei es als Befestigungsstelle von Muskulatur, und in seiner Gesammtheit beim ersten Erscheinen der Chorda dorsalis benachbart wird es dieser selbst zur Verstärkung ihrer Leistung dienen müssen.

Ein anderer Theil der Bedeutung des Knorpels liegt in dessen vegetativer Selbstthätigkeit. Nicht bloß von Zellen durchsetzt, sondern diese unter einander durch feine meist schwer nachweisbaren Fortsätze im Zusammenhang besitzend, bietet es mannigfache von diesen Formelementen ausgehende Vegetationsvorgänge. Wie die in der Regel hyaline Intercellularsubstanz wesentlich der Stützfunction vorsteht, so kommen die Zellen für jene andere Erscheinung in Betracht. Sie vermehren die von ihnen mit dem Beginne der ersten Knorpeldifferenzirung gelieferte Intercellularsubstanz und rufen damit, unter Theilungsvorgängen selbst sich vermehrend, eine Volumzunahme, ein Wachsthum hervor. Der Knorpel wächst durch Vermehrung seiner Formelemente und der Intercellularsubstanz. Im Gegensatze

zu den mehr cuticularen Stützmembranen, welche ihre Zunahme *von außen* her empfangen, wird dieses Wachsthum hier *vom Stützgewebe* selbst besorgt.

Dabei sind natürlich die Formelemente und deren, wenn auch nicht so deutlich und entschieden wie im Knorpel der Mollusken, sich kund gebender Zusammenhang unter einander im Spiele und vermitteln die Ernährung der Intercellularsubstanz. Indem das Ernährungsmaterial nur von außen her kommen kann, müssen mit der Volumzunahme des Knorpels für die inneren Partien ungünstigere Verhältnisse auftreten. Dagegen erscheint eine neue Einrichtung als Compensation. An voluminöser entfalteten Theilen des Knorpelskelets treten von außen eindringende Canäle auf, welche Blutgefäße, wie es scheint auch Lymphbahnen (führen, im Knorpelinnern sich verzweigend (Selachier). Diese *Knorpelcanäle sind ein erst späterer Erwerb*, welcher zunächst der Erhaltung des Gewebes dient. Sie bedingen auch nicht die mannigfaltigen Wachsthumsvorgänge des Knorpels, welche vielmehr sehr frühzeitig auftreten. Aus der Anordnung der Zellen und der Art ihrer Theilung giebt sich die *Wachsthumsrichtung* zu erkennen.

Bei dem Wachsthume des Knorpels in einer bestimmten, von beschränkter Localität ausgehenden Richtung können auch durch äußere Verhältnisse in ihrer Gestaltung bedingte Fortsatzbildungen entstehen. Damit tritt dieses Stützgewebe weiter nach der Peripherie des Körpers und gewinnt neue Beziehungen. Sie lassen sich am klarsten am Muskelsysteme verstehen, dessen näher an der Körperoberfläche befindliche Abschnitte dann directe Verbindungen mit dem Skelete gewinnen können. Es muss einleuchten, wie dadurch nicht bloß eine Ausbildung des Muskelsystems, sei es nach seinem Volum, sei es durch Differenzirung, bedingt wird, sondern wie diese Veränderung wiederum auf den Gesammtorganismus zurückwirkt, und denselben zu mancher Neugestaltung, im Ganzen aber zu höherer Ausbildung leitet.

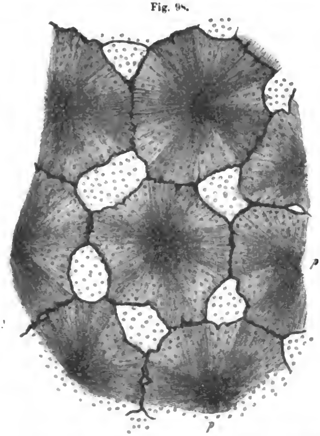
Die Erlangung eines größeren Körpervolumens fließt aus derselben Quelle, und damit die Präponderanz über zahllose andere Organismenformen, deren Organisation es nicht zu gleicher Größe bringt. Die statischen Kräfte im Körper werden hier normgebend, sie setzen dem Wachsthume Schranken, die sich erweitern werden, wenn vor Allem der Stützapparat mit der Volumvergrößerung gleichen Schritt hält. An die Vergrößerung des Körpervolums ist aber auch die Ausbildung der verschiedenen Organsysteme eng geknüpft. Sie bedingen sich wechselseitig gemäß der Einheitlichkeit des Organismus, und so steht die Ausbildung eines höheren Skeletzustandes auch mit entfernteren Organen in Zusammenhang.

Aus der Beschaffenheit des Knorpelgewebes entspringt auch eine Reihe von anderen wichtigen Erscheinungen. Es fügt sich äußeren Einwirkungen. Knorpelige Fortsatzbildungen, die der Muskulatur als Stütze dienen, können sich *abgliedern*, indem der einheitliche Knorpel sich in Abschnitte zerlegt. Diese können dann selbst wieder den verschiedensten Verhältnissen sich anpassen, sind aber beweglich unter einander verbunden, woraus allmählich für die höheren Zustände die Gelenkbildung entspringt. Andererseits tritt auch an vorher getrennten Theilen eine *Concrescenz* ein, wenn wieder mechanische Bedingungen dazu wirksam werden. So geht denn aus dieser *Anpassungsfähigkeit* des Knorpelgewebes ein

großer Reichthum differenter Formbefunde hervor, die nicht bloß die Organisation vermannigfachen, sondern auch, und dies ist das Wichtigste, zu neuen, höheren Gestaltungen die Bedingungen sind.

Eine Steigerung der Festigkeit der die Stützfunction leistenden Intercellularsubstanz wird dem Knorpelgewebe des Skelets durch *Kalkaufnahme* zu Theil. Wir sehen sie bei *Selachiern* verbreitet. In den oberflächlichen Knorpellagen des gesammten Skelets erscheinen verkalkte Platten (Fig. 98 *p*), von der Fläche gesehen mit strahligem Gefüge, wobei an jeder ein dunklerer Mittelpunkt unterscheidbar ist, von welchem die stark lichtbrechenden Kalkstrahlen ausgehen. Auch auf vertikalem Durchschnitte ergiebt sich ein ähnliches Bild. Die Platten grenzen nicht allseitig an ihrem Rande an einander, sondern nur an meist 3—6, am häufigsten an 5 Stellen, und zwischen denselben tritt unverkalkter Knorpel an die Oberfläche (vergl. nebenstehende Figur). Die Platten besitzen dadurch im Allgemeinen eine Sternform, wobei die abgestumpften Strahlen des Sternes gegen die der benachbarten Platten sich anschließen, ohne jedoch mit denselben zu verschmelzen. So behält jede Platte ihren individuellen Charakter und das Ganze giebt ein musivisches Bild. Die Gestalt der Platten ist bei verschiedenen Gattungen, aber auch nach den Örtlichkeiten, verschieden, vorzüglich dadurch, dass die Fortsätze derselben sich bald früher, bald später erreichen und dadurch kürzer oder länger sind. Dadurch kommt auch den unverkalkten Knorpelinseln ein verschiedener Umfang zu. In anderen Fällen sind die Knorpelinseln sehr reducirt, oder sie sind ganz verschwunden, so dass die Kalkplatten mit ihrem ganzen Rande an einander stoßen. An manchen Orten bilden sie mehrere in einander greifende Schichten (Säge von Pristis). In den Platten selbst scheint der mit der Intercellularsubstanz verbundene Kalk einen verschiedenen Zustand zu besitzen, wie aus den strahligen Zügen hervorgeht. Er ist aber continuirlich in der Intercellularsubstanz verbreitet, und lässt nur die Höhlen der Formelemente frei. Auf Behandlung mit Säuren entweicht der Kalk und an dem zurückbleibenden Knorpel bestehen nur an der zur Mitte der Platte radiären Anordnung der Knorpelzellen deutliche Spuren

Fig. 98.



Ein Stück von der Oberfläche des Knorpelskelets (Unterkiefer) von Torpedo mit verkalkten Platten *p*.

einer auf die Plattenbildung beziehbaren Structur. Auch unterhalb der Verkalkung ist im Knorpel eine solche radiäre Anordnung wahrzunehmen (LEYDIG). An Dicke bieten sich sehr verschiedenartige, zum Theil mit dem Alter des Thieres correspondirende Zustände, und bei den fossilen Xenacanthinen werden hohe Prismen gebildet (A. FRITSCH), so dass bei jenen alten Haien der Process eine viel mächtigere Ausbildung fand als in den recenten Selachiern, und zur Erhaltung der Skelettheile eine wichtige Bedingung abgab.

Die verkalkten Platten zeigen Wachsthum. Wie sie von ihrem späteren Mittelpunkt aus entstanden, so vergrößern sie sich an der Peripherie, an welcher man hin und wieder auch isolirte Kalkkrümeln wahrnimmt. Durch diese Verhältnisse stellen sie Einheiten dar, von denen jedoch für jetzt noch schwer zu bestimmen ist, in wie weit ihre Entstehung auf einem rein organischen Vorgange beruht.

In anderer Art finden sich Verkalkungen der Intercellularsubstanz des Knorpels auch im Inneren mancher Skelettheile der Selachier vor, wie weiter unten bemerkt wird, und ebenso auch bei Chimaera. In diesen Verkalkungen können dann auch weitere Veränderungen erfolgen, die zu einer Umgestaltung des Gewebes führen.

Der *Verkalkung des Knorpels* kommt auch noch eine Rolle in höheren Zuständen zu, aber in anderer Art, indem sie, ohne einen Anklang an jene locale Sonderung in Platten darzubieten, im Knorpel auftritt. Sie erfüllt aber hier dieselbe, die Bedeutung des Knorpels in seiner Stützfunction erhöhende Leistung. So bewegt sich also hier eine functionelle Veränderung des Skelets noch streng im Gewebe des letzteren, dessen eigentliche Structur damit ebenso wenig eine Wandelung erfährt, als Neugestaltungen des Skelets selbst daraus hervorgehen.

Das erste Auftreten des Knorpelgewebes bei den Vertebraten ist wohl ein selbständiges, nicht von niederen Formen her ableitbar. Dass es bei Amphioxus noch fehlt, kann als Gewähr dafür dienen, wenn wir Amphioxus auch nicht als Stammvater der Vertebraten gelten lassen. Dass es aber nicht bei den uns bekannten Cranioten zum ersten Male erschienen ist, sondern in noch älteren Zuständen bestanden hat, dafür sprechen manche beim Skelet zu erörternde Thatsachen. In die Basen der oberen und unteren Bogen gelangte, dem Sclerotom entstammende Zellen, sehr vereinzelt, wie wir sie in noch indifferentem Zustande bei Amphioxus sehen, werden mit dem Beginne einer sie umhüllenden Abscheidung die ersten Knorpelelemente vorgestellt haben. Die höhere Leistung dieses Gewebes, welches den Bogen gegen deren vorherigen Zustand bedeutendere Festigkeit verlieh, führte zu einer reicheren Entfaltung.

Die corticale Kalkplattenkruste des Skelets der Selachier kommt nicht allen Theilen desselben zu, in manchen Regionen des Craniums z. B. vermisste ich sie. Solche Localitäten hatte wohl LEYDIG bei Hexanchus untersucht. Ich finde sie dagegen bei Hexanchus (am Cranium), wo die Platten sehr unregelmäßige Gestalten besitzen und netzartig unter einander zusammenstoßen. Dabei lassen sie größere Maschenräume frei. Vollkommener ist das Pflaster bei Heptanchus. Ob darin eine erst im Selachierstamme erworbene Einrichtung besteht, ist zweifelhaft. Wie in der Flächenausdehnung ergeben sich auch in der Dicke der Platten zahlreiche Verschiedenheiten, die wenigstens zum Theil auch an das Alter des Thieres geknüpft sind.

Von J. MÜLLER (Myxinoiden. I. S. 132) wurden sie entdeckt und als verkalkte Platten beschrieben. Eine genauere Untersuchung verdanken wir LEYDIG (Beitr. z. mikr. Anat. d. Rochen u. Haie. 1852), welcher sie als Knochengebilde auffasste, wie dieses dem damaligen Stande der Kenntnis des Knochengewebes entsprach. Im Wesentlichen erfuhren aber alle Instanzen der Beschaffenheit jener Gebilde völlig richtige Würdigung, so dass nur die Bezeichnung als nicht entsprechend zu gelten hat. Über verschiedene Formen s. Descr. and illustr. Catalogue of the histological Series in the Mus. of R. Coll. of Surg. Vol. II. Pl. III. London 1855.

Über *Knorpelcanäle* s. LEYDIG, Anat.-hist. Untersuch. S. 1 (Stör). GEGENBAUR, Untersuch. z. vergl. Anat. d. Wirbelthiere. III. S. 242.

b) Knochen.

§ 81.

Durch den allmählichen Aufbau des Skelets mittels Knorpelgewebe ist dieses der ihm vorangehenden membranösen Skeletbildung gegenüber als ein höheres zu bezeichnen, aber die Beschaffenheit des Gewebes selbst bietet mit der Plasticität durchaus ein geringes Maß von Stützleistung. Wir sehen diesen Mangel durch corticale Verkalkung bei Selachiern einigermaßen compensirt. Ein dem inneren Skelete neues Gewebe führt dasselbe um Bedeutendes weiter auf dem Wege der Vervollkommnung. Es ist das Knochengewebe, welches wir im Integumente zur ersten Geltung kommen sahen (S. 151). Als Abscheidungen entstandene Hartgebilde fanden, zuerst wiederum bei Selachiern, Verbreitung und stellten deren *Placoidschüppchen* vor. Wie deren Schmelzüberzug vom ectodermalen Epithel abgeschieden ward, so bestehen auch Gründe für die allerdings noch nicht absolut sichere Annahme, dass auch die übrigen Theile eines Placoidschüppchens aus ectodermalen Elementen entstanden. Von solchen Elementen waren mannigfache im Integumente verbreitete Hartgebilde ableitbar, die wir beim Ersteren vorführten (§§ 66, 67). *Jedenfalls ist das Integument die erste Bildungsstätte von Hartgebilden, deren Aufbau aus Knochengewebe erfolgt, und dessen sämmtliche in mehr oder minder oberflächlicher Lage entstehenden Knochenbildungen sind von Integumentknochen ableitbar.* Wo uns in größerer Entfernung vom Integument knöcherne Skeletbildungen begegnen, ist deren Entstehung gleichfalls von außen her nachweisbar, und vielmals ist die tiefere Bettung Schritt für Schritt verfolgbar.

Der *phylogenetische Weg* dieses Vorganges zeigt die im Integument sich verbreitenden Hartgebilde lange Zeit auf dieses beschränkt. Eine solche erste Etappe stellen die vorerwähnten Placoidschüppchen dar. Aber eine zweite beginnt schon bei den Selachiern in den Stachelbildungen, welche auf gegen die Oberfläche gelangten Knorpeln entstanden sind und sich, diesen folgend, mehr oder minder unter das Integument senkten (Dornhaie, manche Rochen). Großartiger spricht sich dieses Stadium bei Ganoiden und Teleostiern aus, indem am Kopfskelet (aber auch an anderen Theilen des Skelets) der Übergang dermaler Ossificationen in innere Skeletgebilde nachweisbar wird. Im Aufbaue des Skelets der Mundhöhle, wie er von O. HERTWIG für Amphibien aufgedeckt wurde, giebt sich die gleiche Erscheinung kund, wobei sogar noch die nächsten Verwandten der Placoidorgane,

die Zähne, den Ausgangspunkt der Knochenbildung abgeben. Für tiefer gelegene knöcherne Skelettheile ist die Fortsetzung des Vorganges wieder von außen her verfolgbar. Dann sind es nicht mehr in die Tiefe gerückte Hautknochen, welche jene Theile vorstellen, sondern eingewanderte Osteoblasten vollziehen die Herstellung innerer Hartgebilde. Eine solche Invasion ectodermaler Formelemente, die bei der Osteogenese zur Function gelangen, ist beobachtet.

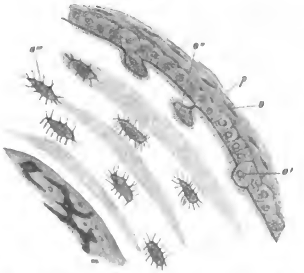
In den höheren Abtheilungen ist die Phylogenese *ontogenetisch abgekürzt.* Reine dermale Knochen kommen nicht mehr am Skelet zur Verwendung. Dagegen tritt das Material für die Knochenbildung sehr frühzeitig aus dem alten Verbande und trifft sich dem Mesoderm zugemischt im Körper.

Dieser Vorgang ward von Göldi (Jen. Zeitschr. Bd. 17) gänzlich missverstanden, indem derselbe auch dem Perichondrium einen Antheil an den vom Integument her zu der knorpeligen Grundlage gelangenden Knochen zuweist. Er fand einen Nachfolger in Wiedersheim (Gliedmaßenskelet). Beide lassen einen solchen Knochen von zweierlei Theilen, einem äußeren dermalen und einem inneren perichondralen, sich zusammensetzen. Dadurch wird also dem Perichondrium eine Function zugeschrieben, *welche es an sich gar nicht hat,* indem es dieselbe erst vom Hautknochen empfängt, dadurch, dass derselbe zum Knorpel selbst gelangt. Das Perichondrium, als bindegewebige Bekleidung des Knorpels, leistet von vorn herein nichts für die Knochenbildung, das lehren alle jene vielen Fälle, in denen es unverändert sich als Knorpelüberzug forterhält. *Es gewinnt jene andere Bedeutung erst durch das Integument,* sei es, dass ein Hautknochen zu ihm herabrückt und das, was er an osteoblastischen Formelementen mitbringt, dem um den Knorpel befindlichen Bindegewebe, also dem Perichondrium, sich anschließen lässt, oder sei es, dass die Formelemente, welche im Integument den Knochen aufbauten, zum Perichondrium gelangten. Es ist also im Grunde genommen ein und derselbe Vorgang, der auf jenen beiden Wegen verläuft, auf dem einen kommt der Knochen als Hautproduct zum Knorpel, indess auf dem anderen das Material zum Aufbaue des Knochens dem Knorpel zugeführt ist. Daher ist es irrig, was Göldi und Wiedersheim angeben, wie denn auch an keinem der zu knorpeliger Unterlage getretenen Dermalknochen eine solche doppelte Genese nachzuweisen ist.

Indem wir im einzelnen Falle bei den Skelettheilen auf deren Beziehungen zu integumentalen Ossificationen zurückkommen, tritt zunächst das Gewebe selbst in Betrachtung, und seine Bedeutung für die Stützfunction. Es ist die abscheidende Thätigkeit der hier *Osteoblasten* benannten Elemente, die mit einem Theile der Scleroblasten (Klaatsch) identisch sind. Die durch ihre Verbindung mit Kalksalzen in höherem Grade resistente Substanz bedingt die functionelle Bedeutung des ganzen Gewebes. Jene aus organischer und anorganischer Materie gemischte Substanz wird von im Allgemeinen epithelartig geordneten Osteoblasten geliefert nach Art der Cuticulae, wie sie auch, diesen ähnlich, durch Fortsetzung des Abscheideprocesses Zuwachs empfängt. Diese *Knochensubstanz* erscheint in niederen Zuständen, wie sie sich auch im Beginn des Processes bei höheren zeigt, ohne Formelemente, so dass man sie homogen nennen könnte, wenn nicht, bald nur spärliche, bald reichlichere Protoplasmafortsätze feinster Art von den Osteoblasten aus in sie eindrängen und die Räume, welche sie durchziehen, zu Porencanälchen gestalteten. In vielen Knochentheilen von Fischen fehlen solcherlei Bildungen.

In anderen Fällen gelangen bedeutendere Fortsätze jener Osteoblasten mit der Abscheidung in die Knochensubstanz und können auch unter Verzweigungen längere Röhrchen einnehmen, die dann mit jenen im Dentin übereinkommen und, wie bereits beim Hautskelet ersichtlich, scheinbar differente Gewebszustände vermitteln. Endlich kommen auch vollständige Osteoblasten zur Einbettung in die von ihnen abgeschiedene Hartsubstanz und stellen dann *Knochenzellen* vor, die mit ihren Ausläufern sich verbreiten und mit diesen gleichfalls unter einander in Zusammenhang stehen. An den letzteren waltet, besonders im Bereiche der Fische, eine außerordentliche Mannigfaltigkeit in Bezug auf Zahl und Stärke, und bald sind es nur wenige, terminal einfach bleibend oder sich hier ramificirend, bald besteht deren eine größere Zahl. Zuweilen trifft man sie in dichten Gruppen, einzelne Fortsätze in das benachbarte zellenfreie Gewebe entsendend. Nicht selten sind mehrere Knochenzellen in einem dann weiteren Raume vereinigt. Im Allgemeinen ergiebt sich in deren Verhalten, sowohl was Gestalt als auch Anordnung betrifft, eine bedeutende Divergenz bei Ganoiden und Teleostiern, während von den Amphibien an im Wesentlichen nur noch Größendifferenzen obwalten. Bei schichtweiser Absetzung der Knochensubstanz giebt sich an den zum Einschluss gekommenen Zellen eine der Schichtung folgende Anordnung kund, indem ihr größerer Durchmesser der ersteren parallel sich darstellt.

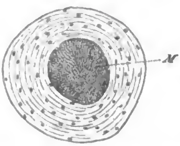
Fig. 99.



Stück eines Querschnittes durch das Femur von Rana temporaria. o Osteoblastenschicht. p Periost. o' o'' zu Knochenzellen werdende Osteoblasten. o''' Knochenzellen.

Im *Aufbaue knöcherner Gebilde* aus diesem Gewebe lassen sich verschiedene Befunde wahrnehmen. Wie den Anfang der Gewebsbildung eine Schicht darstellt, die durch hinzutretende neue Schichten sich verstärkt, so kommt es in gleichartiger Fortsetzung dieses Vorganges zur Entfaltung *compacter Knochenmassen*, bei denen somit ein bedeutendes Maß von Knochensubstanz verbraucht wird. Die Verwendung dieser Art kommt sodann in der Regel bei Thieren von geringer Körpergröße in Verwendung, im Kleinbau, wie ich es nenne, wo eine nicht sehr beträchtliche Zahl jener Lamellen der vom betreffenden Knochen beanspruchten Festigkeit genügt. Das primitive Verhalten bleibt in diesem Befunde mehr oder minder gewahrt, wenn auch in der Schichten-

Fig. 100.

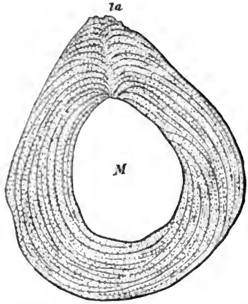


Querschnitt des Femur von Salamandra maculosa. M Mark.

disposition mancherlei andere, hier nicht zu berührende Verhältnisse concurriren. Die Röhrenknochen kleiner Amphibien, Sauropsiden und Säuger (Fig. 101) liefern die Beispiele, welche übrigens auch an manchen Knochen von Ganoiden und Teleostiern bestehen. Dazu gesellen sich manch andere, hier zu übergehende Vorgänge.

An diesen ersten Process, welcher in seinem Beginn eine einfache Knochenlamelle darbietet, schließt sich in großer Verbreitung ein anderer, welchem nicht minder eine bedeutungsvolle Rolle zukommt.

Fig. 101.



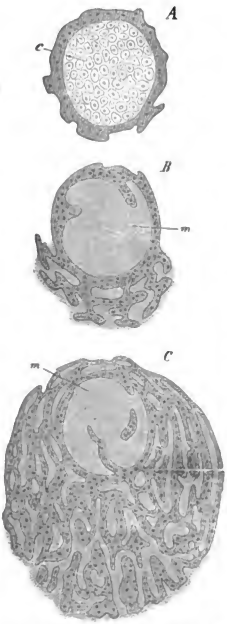
Querschnitt durch das Femur von Mus musculus. *M* Markhöhle. *la* Linea aspera.

Durch ferneren Ansatz der Knochensubstanz an einzelnen Punkten der zuerst gebildeten Schicht entstehen mit dem Fortgange der Knochenbildung Balken oder Lamellen (Fig. 102), die sich in das benachbarte Bindegewebe (Periost) erstrecken und hier, in mannigfaltiger Weise sich unter einander verbindend und wieder aus einander tretend, ein oftmals sehr complicirtes Maschenwerk darstellen. In der Verschiedenheit der Stärke der Balken und Blätter oder der verschiedenen Weite der Zwischenräume oft in einem und demselben Knochen kommt ein unendlicher Reichthum von Formerscheinungen der Knochenstructur zum Ausdruck, wofür wiederum die Fische viele Beispiele liefern. Ich bezeichne diesen Zustand als *Hohlstructur*. Nicht selten giebt sich im Balkenwerke eine bestimmte Architektur deutlich zu erkennen, die Balken oder Lamellen sind in regelmäßiger Anordnung, wie Stütz- oder Strebepfeiler, gerichtet, auch in schräger oder rechtwinkeliger Verbindung in das umgebende Gewebe entfaltet. In manchen Fällen ist das von Knochenblättern durchsetzte Bindegewebe gallertig und kann im Knochen vorwalten. Bezüglich des Verhaltens der Formelemente können in den Stützblättern die verschiedensten Zustände bestehen.

Dieser Aufbau liefert den ersteren gegenüber leichtere Producte, bei denen die Architektur den Mangel massiver Beschaffenheit compensirt. Der in diesen Zuständen mit mannigfach gestalteten Räumen durchsetzte Knochen lässt eine *Ersparnis an Knochensubstanz* erkennen, ohne dass die Leistung eine Beeinträchtigung erfährt. An diese in manchen Abtheilungen der Teleostier verbreiteten Zustände reihen sich andere in den höheren Abtheilungen. Schon bei Fischen ist beim ersten Ansatze der Gerüstbildung im Knochen eine an den Knochenlamellen und Balken zunehmende Verdickung wahrnehmbar, welche je die zuerst gebildeten Theile betrifft. Während die Knochenanlage nach der Peripherie zu dünne Blätter und Balken entsendet, mit diesen ihren Umfang vergrößernd, findet an den zuerst entstandenen eine neue Absetzung von Knochensubstanz statt, durch welche die

Zwischenräume sich in derselben Weise verengern, als die knöchernen Theile an Stärke zunehmen. Durchschnitte des Knochens bieten dann das Bild eines peripher an Weite zunehmenden Maschennetzes. Bei Bildern dieser Art giebt die Stärke der von der Peripherie entfernteren Balken jenen Vorgang zu erkennen und lässt ihn von dem ähnlichen, oben beschriebenen unterscheiden, bei welchem der Aufbau des Knochens gleich von vorn herein engmaschig erfolgt und erst nach der Peripherie hin allmählich weitere Maschen ansetzt, ohne dass eine Verstärkung des zuerst gebildeten Gerüsttheils statthat. Auch die sogenannte *spongiöse Substanz* der Knochen gehört der Hauptsache nach zur Hohlstructur. Bei einer sich fortsetzenden Bildung knöcherner Lamellen an das erste Gerüst vermindern sich die Zwischenräume zu engen Canälen, in welchen schließlich auch noch spärliches, Blutgefäße begleitendes Gewebe Platz hat. Dann ist gleichfalls compacte Knochenmasse entstanden, aber diese ist von einem Blutgefäße führenden Canalnetz durchsetzt (*Havers'sche Canäle*) und um die Canäle bilden Systeme concentrisch geschichteter Knochenlamellen (*Havers'sche Lamellen*) die Wandung. Diese mit einer Hohlstructur beginnende Bildung unterscheide ich als Havers'sche Structur.

Fig. 102.



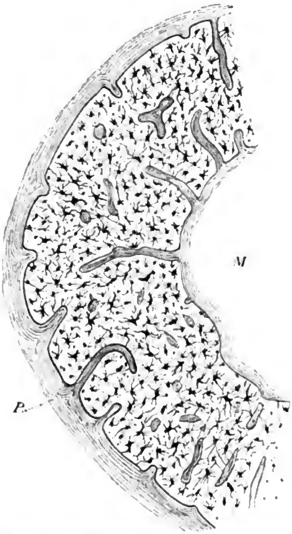
Querschnitte des Femur menschlicher Embryonen verschiedenen Alters. *c* Knorpel. *m* Mark.

Diese Structur gehört dem Großbau des Skelets an und findet sich unter den Säugethieren (Fig. 102). Auch im Kleinbau finden sich nicht selten vereinzelte Havers'sche Lamellensysteme vor, namentlich bei älteren Thieren, wie auch schon bei Amphibien solche getroffen werden, und sehr verbreitet bei Sauropsiden, so dass alte Exemplare die Havers'sche Structur zu besitzen scheinen. So weit die bisherigen Erfahrungen gehen, beginnt sie hier jedoch nicht mit der Hohlstructur, und desshalb haben wir diesen erst in der späteren Ontogenese auftretenden Zustand vom Verhalten des Großbaues bei Säugethieren zu unterscheiden.

Eine andere Form der Genese führt zwar gleichfalls zur Entstehung Havers'scher Canäle, aber diese sind nicht die Überreste weiterer Räume, die durch Havers'sche Lamellen sich verengen. Wir finden sie bei Reptilien. Die Canäle werden als engere Räume gleich mit dem Dickenwachsthum angelegt, mit dessen Zunahme

sie länger werden. In Fig. 103 sehen wir solche Canäle auf verschiedenen Stufen, und davon den gesammten Knochen durchsetzt, ohne dass die jüngeren, wie solche vorzüglich an der Peripherie sich finden, bedeutend weiter wären. Wenn bei der Genese der Havers'schen Structur (Fig. 102) eine bedeutende Oberfläche im ersten Hohlbau zum Ausdruck kommt, auf welche gleichzeitig eine große Osteoblastenmenge wirken kann, so wird das wohl mit dem relativ raschen Skeletwachsthum im Zusammenhange stehen, ebenso wie dem anderen Befunde das langsamere aber stetige Wachsthum gemäß ist.

Fig. 103.



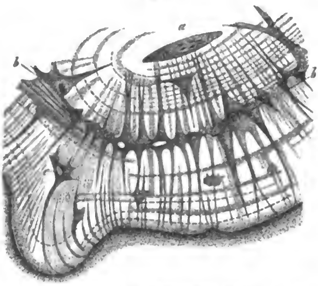
Aus einem Querschnitte des Femur von Alligator lucius juv. *M* Markraum. *P* Periost.

Mit dem Aufbau pflegen die am Knochen sich abspielenden Vorgänge nicht beendet zu sein. Mit ihm ist vielfach auch ein partieller Untergang von Knochengewebe combinirt, indem sowohl von außen als auch innen, wo Binnenräume bestehen, Knochensubstanz an bestimmten Localitäten durch Resorptionsvorgänge zerstört wird. Umfänglichere Formelemente als die Osteoblasten werden dabei als *Osteoklasten* thätig angenommen. Auch zu definitiver Größe und Gestalt gelangte Knochen haben mithin im Inneren noch Untergang und Aufbau, in der Erzeugung neuer Binnenräume in der Knochensubstanz, an deren Wänden neue Lamellensysteme Platz nehmen.

Nicht das gesammte in der Knochensubstanz bestehende Material baut sich aus osteoblastischer Abscheidung auf. Schon bei Fischen zeigt sich ein Einschluss sclerosirter, d. h. ähnlich der Knochensubstanz chemisch-physikalisch beschaffener Fasern oder Faserzüge, welche vorher Bindegewebe waren. An solchen Theilen ward die Knochensubstanz deponirt und sie erlangen allmählich deren Beschaffenheit, so dass man annehmen möchte, sie würden von jener Substanz durchtränkt. Die faserigen Bindegewebszüge durchsetzen dann meist in senkrechter Richtung die Knochenlamellen und sind als *Sharpey'sche durchbohrende Fasern* bekannt. Mit dem eingeschlossenen sclerosirenden Bindegewebe werden auch Formelemente desselben eingeführt, welche dann Knochenzellen zu werden scheinen (Fig. 104). Aus diesem Verhalten entspringt eine Beziehung des Knochengewebes zum Bindegewebe, welches wir vielfältig, wahrscheinlich gleichfalls unter dem Einflusse von Osteoblasten, in Verknöcherung finden.

Als ich die Genese der Knochensubstanz als eine »Abscheidung« erklärte, fand ich Widerspruch, da die von dem Physiologen C. LUDWIG auf Experimente gegründete neue Lehre von der Abscheidung ihr entgegenstand. Sie hat sich seitdem als irrig erwiesen.

Fig. 104.



Aus einem Querschnitte des Metatarsus des Kalbes. *a* Havers'sches Canälchen. *b* quer durchschnittene Züge des Sharpey'schen Fasersystems, deren Rest die Havers'schen Lamellen durchsetzen. *c* Knochenzelle mit einer solchen Form in Zusammenhang.

Der Aufbau der Knochen bedarf noch sehr einer genaueren Untersuchung in vergleichend-anatomischer Hinsicht. Wir geben nur einige Hauptpunkte in gedrängter Form. Nicht nur für Fische bestehen begreiflicherweise noch zahllose, besonders die Verknüpfung der mannigfachen Befunde betreffende Fragen, sondern auch für die höheren Vertebraten giebt die bisherige Forschung nur spärliche Auskunft. Vor Allem ist es hier die Beziehung der Art des Aufbaues der Knochen zu der Erscheinung des Wachsthums bei deren beträchtlicher Verschiedenheit, wie sie z. B. bei Reptilien und Vögeln sich darstellt.

In der Architektur der *Hohlstructur* der Knochen, besonders bei Teleostiern, wird dieselbe gesetzmäßige Anordnung zu erkennen sein, wie sie in höheren Zuständen in der sogenannten Spongiosa waltet. Bei der außerordentlichen Verschiedenheit in den einzelnen Fällen, selbst bei verschiedenen Skelettheilen desselben Thieres dürfte sich die Ermittelung jener physiologischen Verhältnisse in zahllose Aufgaben auflösen, gegen welche die bis jetzt nur auf Säugethiere beschränkt gebliebenen Versuche bedeutend contrastiren.

Der Übertritt von *Bindegewebe* in die Knochensubstanz, wie er in der Bildung der *Sharpey'schen* Fasern sich zeigt, vermittelt jene Zustände, in welchen umfänglichere bindegewebige Theile direct ossificiren. Man pflegt sich das als eine Umwandlung von Bindegewebszellen in Knochenzellen und Sclerosirung der fibrillären Intercellularsubstanz vorzustellen. Es ist auch möglich, dass Osteoblasten hierbei im Spiele sind und dass die Bindegewebszellen hier nicht die ihnen zugeschriebene Bedeutung besitzen.

Bezüglich der Knochenstructur s. außer den histologischen Lehrbüchern vorzüglich LEYDIG, Histologie, ferner Illustrated Catalogue (op. cit.). A. KÖLLIKER, Über verschiedene Typen in der mikr. Structur des Skelets der Knochenfische. Würzb. Verhandl. Bd. IX., ferner dessen Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. Bd. 1. H. KLAATSCH, Beitr. z. vergl. Anat. d. Wirbelsäule. I. Morph. Jahrb. Bd. XIX. P. HARTING, Not. sur l'Orthagoriscus suivies de considérations sur l'ostéogénèse des Téléost. Verhand. d. K. Acad. v. Wetensch. Afd. Natuurw. Deel XI. M. KÖSTLER, Über Knochenverdickungen am Skelet der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVII.

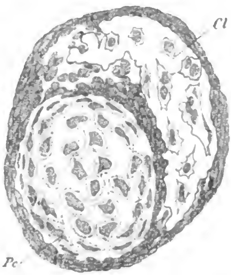
§ 82.

Durch den Anschluss knöcherner Theile an das Knorpelskelet werden letzterem Veränderungen zu Theil, und es kommt allmählich zur Bildung eines Knochenskelets. Das letztere führt aber nur weiter und vollkommener aus, was vom

Knorpelskelet gegründet ward, und lässt darin die ganze große Bedeutung des letzteren erkennen.

Als im Integumente entstandene Bildungen sind Knochengebilde dem im Inneren des Körpers sich entfaltenden Knorpelskelet ursprünglich fern. Sie gewinnen aber Beziehungen zu diesem, wo dasselbe die subcutane Oberfläche des Körpers erreicht. Zunächst dient der Knorpel dem im Integumente entstandenen Knochen als Unterlage, wie er wiederum von demselben Schutz empfängt. Damit ist ein Wechselverhältnis eingeleitet, welches wichtige Folgen hat und zu höchst bedeutungsvollen Beziehungen für das gesammte Skelet sich gestaltet. Als ein Beispiel führe ich einen Theil des Schultergürtels von Amphibien an (Fig. 105). Ein dermaler Knochen (*Cl*) hat sich eines knorpeligen Skelettheiles (*Pc*) bemächtigt, ist aber von ihm noch völlig getrennt, indem noch eine Perichondriumschicht den Knorpel überkleidet, aber auch eine Osteoblastenanlage um den Knochen (*Pc*) denselben gegen den Knorpel hin überzieht. Der Knochen wächst an seiner gesammten Oberfläche, und man darf ihn nicht als im Perichondrium befindlich bezeichnen. Solche, dem Knorpel aufgelagerte Knochen hatte man *Deckknochen*, *Hautknochen*, auch *secundäre Knochen* genannt. Es sind aber in Wirklichkeit die primären Knochen.

Fig. 105.



Querschnitt durch Clavicula, *Cl*, und Procoracoid, *Pc*, von Rana. (Nach GOETTE.)

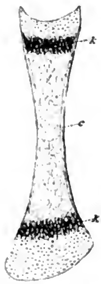
Die An- oder Auflagerung von Knochen auf Knorpeltheilen beharrt nicht stets in diesem Zustande. Das beide noch trennende Gewebe von verschiedener Mächtigkeit kann sich mindern, indem es vom überlagernden Knochen verbraucht wird, oder der Knochen selbst kann allmählich im phylogenetischen Gange in die Tiefe rücken, so dass er mehr und mehr vom Integument aus überkleidet wird und schließlich nicht mehr in demselben, sondern unter ihm liegt. Knochen und Knorpel sind dann in unmittelbarem Contacte, und daran schließt sich eine vom Knochen ausgehende Einwirkung auf den Knorpel. An einzelnen Stellen geht eine Veränderung des Knorpels vor sich, der Formelemente, wie der intercellulären Substanz, und es erfolgt eine Zerstörung. In dadurch entstandene Räume des Knorpels wandern von Knochen her Osteoblasten und setzen an die Wandungen Knochenschichten ab. Der Knochen hat damit seinen Umfang in den unterliegenden Knorpel erstreckt und bemächtigt sich desselben in fortschreitender Weise, indem an die Stelle des zerstörten Knorpelgewebes Knochengewebe gesetzt wird. Für alle diese Zustände sind die einzelnen Thatsachen längst und sicher bekannt und es liegt nicht an ihnen, wenn sie bis jetzt wenig beachtet blieben.

Dass ein und derselbe Skelettheil in dem einen Falle ein entschiedener, im

Integumente an die Oberfläche tretender Hautknochen ist, in dem anderen zwar noch im Integumente befindlich, doch von einer Cutisschicht bedeckt wird, während er in einem dritten Falle bereits unter der Cutis liegt, und in einem weiteren den Knorpel ohne Dazwischenkunft vom Perichondrium berührt, dass endlich dieser selbe Knochen in einem anderen Falle sich in der vorhin geschilderten Art des Knorpels mehr oder minder vollständig bemächtigt, dafür liefern die Fische eclatante Beispiele, die nur beim Absehen von jeglichem vergleichenden Urtheile nicht ins Auge fallen. Auch in dem Maße des Eindringens des Knochens in die knorpelige Unterlage walten mannigfaltige, verschiedene Stadien ausdrückende Zustände.

Eine wichtige Veränderung im Knorpel entsteht durch *Verkalkung*, Kalkeinlagerung in gleichmäßiger Art, und dadurch von der Plattenverkalkung (S. 198) verschieden. Diese Einrichtung, wie sie am Gliedmaßenskelet der Amphibien vorkommt, scheint wesentlich einer Festigung der Theile zu dienen. Der Knorpel behält damit seine Berechtigung (Fig. 106 *k*). Erst in höheren Abtheilungen tritt die Verkalkung in neue Beziehungen.

Fig. 106.



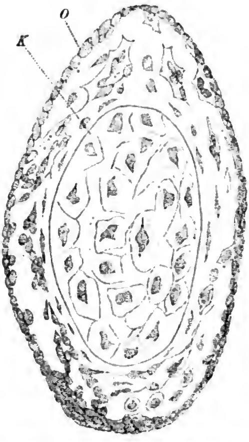
Radius von Salamandra. Durchschnitt. *k* verkalkter Knorpel. *c* Knochenscheide.

Während wir in gewissen Skeletgebieten (z. B. an manchen Theilen des Craniums) das knöcherne Gewebe sich allmählich an die Stelle des Knorpels setzen sehen, wobei von außen, vom Integument her, der erfolgreich endende Angriff auf den Knorpel stattfindet, so ist in anderen Abschnitten des Skelets die directe Beziehung von Hautknochen nicht so deutlich oder gar nicht erkennbar. Aber es ist immer die Außenseite des Knorpels, von welcher der Eingriff erfolgt. Von dem ihn überkleidenden Bindegewebe, dem Perichondrium aus, wachsen blutgefäßführende Canäle ins Knorpelinnere, in welchem gleichfalls Kalkeinlagerung die Intercellularsubstanz verändert hat. Die Verkalkung befindet sich immer an bestimmter Stelle, von der sie sich ausbreitet. Das Entstehen von Knorpelcanälen haben wir bereits in einem von jeder Ossification noch fern liegenden Zustande des Skelets gesehen, und eben so auch Verkalkungen des Knorpels, allerdings von eigener Art, kennen gelernt. Hier sehen wir Beides mit einander verknüpft. Wir lassen dahingestellt sein, ob jene Knorpelverkalkung eine allgemeine Erscheinung bildet, denn wir kennen sie bis jetzt mehr wie eine Vorbereitung für den Process der Verknöcherung. Dieser beginnt wieder mit einer Zerstörung des Knorpelgewebes, und an den Wänden der entstandenen Räume findet wieder eine Abscheidung von Knochenlamellen statt, welche von Osteoblasten ausgeht. Diese sind mit den Knorpelcanälen ins Innere des Knorpels gelangt. Dass sie von solchen Elementen abstammen, welche vom Integumente her, und da als Abkömmlinge des Ectoderm, schon frühzeitig ihre Wanderschaft antraten, dürfen wir für wahrscheinlich halten.

Die im Inneren vom Knorpel entstehende Verknöcherung bildet den »*Knochenkern*«, auch »*Ossificationspunkt*« genannt, da von ihm aus die fernere Verknöcherung auf dieselbe Weise, wie sie begonnen hatte, nach der Peripherie des betref-

fenden Knorpelstückes fortgesetzt wird. Dieser Process wird als **enchondrale Ossification** unterschieden, und wird zu dem ersten, welcher von außen her vor sich geht und in seiner phylogenetisch letzten, in dem Auftreten von Knochenlamellen in der unmittelbaren Umgebung des Knorpels sich darstellenden Phase auf das Perichondrium bezogen (als **perichondrale Ossification**), in Gegensatz gestellt. *Peri- und enchondrale Ossification sind aber nur durch die Örtlichkeit der ersten Erscheinung des Knochengewebes modificirte Zustände eines und desselben Processes, welcher in der Abscheidung von Knochenlamellen von Seite einer Osteoblastenschicht besteht.* Findet diese an der Oberfläche eines Knorpels statt, so liegt perichondrale Ossification vor, setzt sie sich ins Innere des Knorpels unter verschiedengradiger Zerstörung desselben fort, so ist sie eine enchondrale. Dass letztere eine besondere Vorbereitung in der Entstehung von Knorpelcanälen besitzt, ist das einzig Unterscheidende. Aber der Unterschied ist nichts weniger als tiefgreifend, denn auch die enchondrale Verknöcherung geht schließlich doch wieder vom Perichondrium aus, das in die Knorpelcanäle sich fortsetzt, wie es sie gebildet hatte. Das zuerst aufgeführte Beispiel, wo ein Hautknochen zu einem perichondralen wird, und als solcher den Knorpel in seinen Bereich zieht, kann vollends klar machen, dass es sich hier um verschiedene Stadien *eines Vorganges* handelt. Auch geht daraus hervor, dass ein und derselbe Skelettheil sehr verschiedene Zustände, je nach dem Stadium, welches sein Ossificationsprocess darbietet, besitzen kann, ohne seine Homodynamie zu verändern. Endlich ergiebt sich zugleich, da der perichondrale Process immer der ältere ist, dass die auf dem Wege der enchondralen Verknöcherung entstehenden Skelettheile nicht als primäre bezeichnet werden dürfen.

Fig. 107.



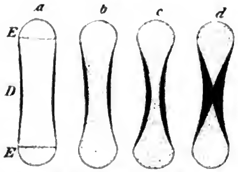
Perichondrale Ossification des Coracoid von Rana. *O* Osteoblastenschicht der perichondralen Knochenschicht. *K* Knorpel. (Nach Goette.)

Beim enchondralen Vorgange wird nicht immer die Summe der mit Knochengewebe ausgekleideten Räume von letzterem bis auf übrig bleibende Havers'sche Canäle erfüllt. Viele behalten eine bedeutende Weite, auch solche, die erst zum Theile mit Zerstörung schon gebildeten Knochengewebes, neu entstanden sind. In solchen Binnenräumen pflegt *Mark* sich zu bilden, bei Fischen und auch noch bei Amphibien meist durch Fettzellen vorgestellt, wie solche auch in anderen Räumen,

jenen des periostalen Knochens, sich vorfinden können. Andere Complicationen des Marks können hier übergangen werden.

Die perichondrale Ossification wird zur periostalen mit der Absetzung der ersten Knochenlamelle, außerhalb welcher der Process seinen Fortgang nimmt. Die periostale und die enchondrale Verknöcherung combiniren sich vorzüglich in den höheren Abtheilungen, und zwar unter Bedingungen, welche den periostalen Knochenlamellen die Umfassung des knorpeligen Skelettheiles gestatten. Wir sehen sie demzufolge vorzugsweise an längeren Skelettheilen, wie sie z. Th. in den Rippen oder an Abschnitten der Gliedmaßen bestehen, obwalten. Der erste Vorgang liefert hier immer eine anfänglich perichondrale, dann periostale Knochenschicht, welche bald einen großen Theil der Länge jenes knorpeligen Theiles rings umscheidet, aber die beiden Enden frei lässt (Fig. 108). Durch die letzteren wird fernerhin das Längenwachsthum besorgt. Die knöcherne Scheide lässt die Zunahme in die Dicke erfolgen. Knorpel- und Knochengewebe befinden sich somit hier in getheilter Function. Die von der periostalen Knochenscheide geleistete Stützfunction wird sich steigern mit der Zunahme jener Schicht (Fig. 108), welche sich bei der wachsenden Längsdimension des Skelettheiles allmählich mit den neu angesetzten Lamellen auch nach beiden Enden zu ausdehnt. Es ist beachtenswerth, dass die erste periostale Knochenbildung mehr oder minder in der Mitte der Länge erscheint, da wo der Skelettheil, denkt man ihn sich z. B. als Hebelarm wirkend, den größten Widerstand zu bieten hat. Der vom Knochen umscheidete Knorpel muss auf dieser Strecke sein Wachsthum sistiren. Da er hier auch die Stützfunction verlor, befindet er sich in einem, Veränderungen seiner Structur erklärenden Zustande. An den beiden von Knochenbeleg freien Enden bleibt dagegen die ursprüngliche Bedeutung des Knorpels in voller Geltung, und von hier aus findet nicht nur das Längenwachsthum des Skelettheiles, sondern auch eine Zunahme an Dicke statt.

Fig. 108.



Schemata der perichondralen Ossification. *D* Diaphyse. *E* Epiphyse.

Nach der Ausdehnung der periostalen Knochenschicht unterscheidet man an den Skelettheilen der Gliedmaßen das Mittelstück, die *Diaphyse*, von den nicht knöchern umscheideten Enden: *Epiphysen* (Fig. 108). In diese setzt sich aus der Diaphyse der Knorpel continuirlich fort, und der ganze Unterschied beider beruht in dem Verhalten der Knochenscheide. Solche Skeletbildungen sind bei den Fischen in großer Verbreitung. Der knorpelige Zustand des Primordialskeletes ist vielfältig unter der knöchernen Rinde erhalten geblieben, oder wenn er auch in der Mitte der Länge des Stückes unterging (Fig. 108 *d*), so ist er doch gegen das freie Ende hin erst in großer Ausdehnung von der Knochenscheide umschlossen vorhanden. Wie nun aus der verschiedenen Mächtigkeit der Knochenscheide in den einzelnen Fällen zu erkennen ist, beharrt auch dieser Anfangszustand in verschie-

denen Stadien. Bei der einen Form bleibt er bei dem ersten Beginne, und nur als eine dünne Schicht erscheint der Knochenbeleg, der auch größere epiphysale Strecken frei lässt. In anderen Fällen erreicht die Knochenschicht eine bedeutende Stärke, sie hat daher ontogenetisch schon früher sich zu bilden begonnen, und demgemäß ist der Knorpel an dieser Stelle nur von sehr geringer Stärke, kann auch hier unterbrochen sein. Im letzteren Falle sind, wie vordem, die Knorpelenden der Epiphysen in die knöcherne Scheide fortgesetzt. So hat hier das primordiale Knorpelskelet durch letztere nur eine functionelle Verstärkung empfangen, die nach Maßgabe ihres früheren oder späteren Auftretens dem Knorpel einen verschieden großen Antheil an der Constitution des Skelettheiles gestattet.

Solche Zustände finden sich weitergeführt bei Amphibien. Die den Knorpel überkleidende Scheide verdünnt sich eben so nach den Epiphysen zu, aber der zuerst von ihr umfasste Diaphysenknorpel ist meist in größerer Ausdehnung zerstört und seine Stelle nehmen Markzellen ein (Fig. 106). Gegen die Epiphysen ist er in Verkalkung getreten, worin eine compensatorische Festigung dieser Strecke zu erkennen ist, welche äußerlich nur einen feineren Knochenbeleg erhielt. Wenn wir bei der enchondralen Knochenbildung in der Verkalkung des Knorpels eine Vorbereitung der Ossification sehen konnten, so ist dieses hier nicht der Fall, denn es kommt hier nicht, wenigstens nicht in der Regel, zu jenem Vorgange. Desshalb ist auch in dem anderen Falle der causale Zusammenhang anders zu fassen, und die Verkalkung des Knorpels kann nur als eine Stufe gelten, auf der der Weg zur Verknöcherung geht, nicht aber als eine nothwendig bedingende Ursache.

Der Epiphysenknorpel selbst erwirbt sich mit der schon bei Fischen eingeleiteten, in vielen Fällen auch ausgeführten Gelenkbildung eine neue Bedeutung, indem er als *Gelenkknorpel* die articulirenden Flächen überkleidet. Darin bleibt von nun an einem Theil des primordialen Knorpelskelets eine für die Mechanik der Bewegungen des Körpers wichtige Rolle bewahrt, und das plastische Material des Knorpels fügt sich zugleich mannigfachen, großentheils aus dem activen Bewegungsapparat entspringenden Anpassungen, wie sie in dem *Relief der Gelenkflächen* der Skelettheile zum Ausdrucke kommen.

Auf höheren Stufen zeigt sich die periostale Knochenbildung um die Knorpelanlage von der gleichen Bedeutung wie bisher, wenn auch manche, weiter unten zu betrachtende Modificationen in ihrem Aufbaue zum Vorschein kommen. Aber der Knorpel erfährt bedeutendere Veränderungen. Unter Betheiligung eindringender Blutgefäße findet eine größere Zerstörung des Knorpels statt, an welche die Entstehung weiterer Markräume sich anknüpft. Es kommt hier wieder die Hohlstructur, auf andere Art hervorgerufen, zum Ausdruck. Solche unter einander anastomosirende Räume erstrecken sich allmählich in den Epiphysenknorpel, von dem sie außer dem Gelenküberzug nur wenig übrig lassen. Die Sauropsiden bieten hierfür Beispiele dar. Für weitere Veränderungen zeigt sich die definitive Größe des betreffenden Skelettheiles maßgebend. Kleinere Formen bleiben bei jenem Zustande; größere erhalten an den Wänden der in den Epiphysenknorpel dringenden Räume Knochenbeleg, und im weiteren Fortgange der Entwickelung ossificirt

von der Diaphyse her die knorpelige Epiphyse, wie auch an die Stelle des zerstörten Knorpels Knochensubstanz tritt. Dieser überaus complicirte, hier nur in seinen Umrissen darzustellende Vorgang erfolgt im Großen und Ganzen nach dem bei der enchondralen Verknöcherung aufgeführten Modus, ist aber auch in seinem zeitlichen Auftreten ziemlich different. So finde ich bei Schildkröten noch bedeutende Knorpelreste im Epiphysentheil größerer Extremitätenknochen forterhalten, während bei Vögeln ein schon frühzeitiger Ersatz des Knorpels durch Knochen statthat. Dass hierbei das langsamere oder raschere Wachsthum des gesammten Körpers in Betracht zu kommen hat, unterliegt keinem Zweifel.

Während bei den Sauropsiden die bei Amphibien zum großen Theil knorpelig bleibende Epiphyse dem ossificirenden Mittelstück sich frühzeitig anschließt, tritt bei den Säugethieren eine hiervon abweichende Erscheinung auf, welche dem Epiphysenknorpel eine höhere Bedeutung zutheilt. Der Knorpel erhält sich länger selbständig und ossificirt von einem oder auch mehreren enchondralen Knochenkernen aus. Der sonst vom ossificirenden Diaphysenknorpel ausgehende Process hat sich von diesem emancipirt und wird als enchondrale Ossification, wie oben dargestellt, zur Ausführung gebracht. *Dadurch erhält die Epiphyse einen höheren Werth.* Sie ist bis auf den übrigbleibenden Gelenkknorpel ein knöchernes Gebilde geworden, welches noch eine Zeit lang von der knöchernen Diaphyse durch eine nicht ossificirte Knorpelschicht getrennt bleibt und durch diesen Zwischenknorpel ein fortgesetztes, von der Diaphyse ausgehendes Längenwachsthum des gesammten Skelettheils gestattet. *Diesem epiphysalen Zwischenknorpel bleibt somit die Function der primordialen Knorpelanlage erhalten.* Von seinem sich vermehrenden Gewebe wird ein Theil von der Epiphyse her, ein größerer von der Diaphyse aus allmählich durch Knochensubstanz ersetzt, beide im Anschlusse an die bereits knöcherne Nachbarschaft, und mit dem letzten Verbrauche des Knorpels ist das Längenwachsthum des Knochens beendet. Derselbe hat dann seine Epiphysenkerne angeschlossen und stellt sich auch morphologisch in derselben Einheit dar, wie sein knorpeliger Vorläufer.

In dem durch periostale Verknöcherung entstandenen Theile der Diaphyse zeigt sich der Process nicht allgemein gleichartig beim Aufbaue des knöchernen Massivs. Die einfachste und ursprünglichste Art besteht in der schichtweisen Abscheidung von Knochenlamellen um den Knorpel, wenn dieser auch später durch anderes Gewebe vertreten sein mag. Der Knochen zeigt dann auf dem Querschnitte seiner Diaphyse *concentrisch geschichtete Lamellen.* Dieser Zustand erhält sich allgemein, bei Amphibien (Fig. 100) dauernd, ebenso erscheint er auch unter den Reptilien (Eidechsen), bei anderen Sauropsiden wie bei Säugern nur auf die ersten Zustände beschränkt (Fig. 102), wenn es sich um Thiere von bedeutenderer Körpergröße handelt. Bei solchen tritt alsbald eine Hohlstructur, die bereits oben (S. 201) Erwähnung fand, in Havers'sche Structur (S. 204) über, die noch während der peripheren Volumzunahme schon an den mehr inneren Räumen beginnt. In dieser Structur liegt außer dem im Miteinschlusse von Blutgefäßen für die Ernährung des Knochens gegebenen, schon oben berührten Vortheile noch das für das

Wachsthum ins Gewicht Fallende, dass die der Abscheidung von Knochensubstanz dienende Fläche außerordentlich vergrößert wird, wenn sie auch nicht mehr continuirlich, wie im ersten Zustande, sondern auf zahllose kleinere, in der Wand jener Räume gegebene Strecken vertheilt ist. Dadurch beansprucht der Aufbau der Diaphyse eine kürzere Zeit, als es bei der einheitlichen concentrischen Schichtung der Fall wäre.

In dem Knochen mit Havers'scher Structur erfährt das Gewebe eine fortdauernde *Erneuerung*. Schon bei den Knochen mit einheitlicher concentrischer Schichtung ist diese hin und wieder von einem Canal durchsetzt, welchen ein Lamellensystem begleitet. Wie andere Befunde lehren, ward hier ein Theil der alten Lamellen zerstört und ein weiterer Raum entstand, dessen Lumen durch parietale Knochenlamellen sich verengert hat. Dieses vereinzelte Verhalten tritt in höheren Zuständen häufiger hervor und beim Walten der Havers'schen Structur ergiebt sich dann jenes Querschnittsbild, auf welchem viele Generationsreihen von Havers'schen Systemen in allen Stadien der Zerstörung und des Aufbaues sichtbar werden. Diese dem einmal gebildeten Knochen zukommenden Äußerungen von Lebenserscheinungen in seiner Structur zeigen sich auch weiter im Innern. Mit der Zunahme des Volums, wie sie theils am Epiphysenknorpel, theils vom Periost her erfolgt war, gehen Änderungen an dem zuerst durch Zerstörung des Knorpels entstandenen *Markraume* vor sich. Er kann allmählich gleichfalls durch Knochenmaterial erfüllt werden und dann ganz verloren gehen (Schildkröten), oder er bleibt erhalten und setzt sich nach den Epiphysenenden zu in engere, mit einander communicirende Räume fort, zwischen denen ein knöchernes Balkenwerk fortbesteht. Wie an den Wänden des größeren Markraumes, geht auch an jenen der kleineren ein Schwund und ein Wiederaufbau der Knochensubstanz vor sich, und die Vergleichung der Befunde verschiedener Alterszustände eines Skelettheils lehrt an jenen Vorgängen einen großen Reichthum kennen.

Mit den inneren Veränderungen sind auch äußere verknüpft, wodurch während der Ontogenese die Gestalt des Knochens sich ändert, indem Zuwachs auf der einen Seite, Untergang von Knochengewebe auf einer anderen stattfindet, bald in ausgedehnter, bald in beschränkterer Weise. Auch später sind diese Vorgänge noch nicht abgeschlossen. Die knöchernen Bestandtheile des Skelets erscheinen dadurch in einem beständigen Wechsel ihres structurellen Zustandes, und geben damit auch ein Beispiel von steter Neugestaltung der geweblichen Grundlagen der Organe. Diese Erscheinung tritt hier deutlicher als an anderen Organsystemen hervor, weil sie an Hartgebilden erfolgt, welche, ihrer Beschaffenheit gemäß, die Spuren der Resorption ebenso vollständig bewahren, als sie auch ihren Zuwachs sicherer erkennen lassen. Die Betrachtung dieser Verhältnisse ist aber für das Verständnis nicht bloß des Skeletsystems von größter Wichtigkeit. Wir erblicken in ihnen die Wege, auf welchen die Umgestaltung des Skeletsystems an seinen Bestandtheilen vor sich geht, und sehen darin einen Ausfluss der Veränderungen der Gesammtorganisation.

Der Knochen ist mit alledem zu einem Organ geworden, dessen Structur

sich im Aufschreiten zu den höheren Zuständen bedeutend complicirt, indem der von Stufe zu Stufe ihm gewordene Erwerb neuer Einrichtungen ihm auf jenem Wege bewahrt bleibt.

Durch Ossification eines knorpeligen Skelettheils von verschiedenen Centren aus, ähnlich wie oben bei der Epiphysenverknöcherung dargestellt wurde, findet eine *Zerlegung* desselben in mehrere Einheiten untergeordneten Ranges statt, welchen nach Maßgabe ihrer früher oder später erfolgenden Concrescenz ein verschiedener morphologischer Werth zukommt. Die physiologische Bedeutung dieser Erscheinung liegt wieder in der Sicherstellung des Wachsthums vermittelst des zwischen den einzelnen knöchernen Stücken bestehenden Knorpels, dessen endliche Ossification, wie bei den Epiphysen, die Concrescenz bedingt. Diese kann auch ausbleiben und der eine oder der andere knöcherne Theil kann zu größerer Selbständigkeit gelangen. Durch das Übergreifen der Verknöcherung aus dem ursprünglich ihr zugetheilten Knorpelgebiete in eben damit continuirliches der Umgebung tritt nicht selten eine Vergrößerung des einen »Knochens« auf Kosten eines oder mehrerer anderer auf, und dieser Vorgang kann, unter fortgesetzter Vererbung sich steigernd, zur Eliminirung eines »Knochens« führen, zur Minderung des Bestandes knöcherner Theile in einem knorpeligen Skeletabschnitte, wie auch andererseits mit dem Wachsthum eines in niederen Zuständen fehlenden oder unansehnlich bleibenden »Knochenpunktes« neue knöcherne Bestandtheile zur Ausbildung gelangen. Diese bis jetzt noch sehr wenig gewürdigten Verhältnisse zeigen einen großen Wechsel in der knöchernen Umgestaltung des primordialen Knorpelskelets. Die einzelnen Zustände befinden sich im Flusse, und wenn sie auch gesetzmäßig in den verschiedenen Abtheilungen der Wirbelthiere sich darstellen, so lassen sie doch bei ihrer Divergenz überaus mannigfaltige Befunde erscheinen, für welche die von der Genese ausgehende Vergleichung nichts weniger als immer eine strenge Homologie festzustellen vermag. Es ist daraus zu ersehen, *dass die Producte der Knorpelverknöcherung sehr verschieden gewerthete Skeletelemente sein können*, und darin stellen sie sich tiefer als jene, deren Zustand, wenn auch nicht von Anfang an, so doch innerhalb größerer Abtheilungsgruppen in einem einheitlichen knorpeligen Theile gegeben ist. Hier handelt es sich um ältere Zustände, die in ihrer räumlichen Abgrenzung als Individuen sich darstellen, während im anderen Befunde relativ viel später aufgetretene, durch Knorpel mit anderen zusammenhängende »Verknöcherungen« vorliegen.

Für diese pflegt dann der größtentheils auf dem Umfange beruhende functionelle Werth zu entscheiden, ob man ihnen eine in besonderer Benennung ausgedrückte individuelle Bedeutung beimisst, und diese wird zugleich von dem Grade der Selbständigkeit beeinflusst, in der sie sich nicht bloß im wachsenden Körper, sondern auch später noch forterhalten. Es ist also die Auffassung dieser Theile als »Knochenindividuen« an andere Bedingungen geknüpft, als sie bei den ontogenetisch, d. h. seit dem ersten knorpeligen Zustande räumlich abgegrenzten Skelettheilen bestehen. Dem entspricht auch, dass vielerlei am Knorpelskelet auftretende Ossificationen, wenn sie zur Herstellung in längeren Reihen einheitlicher Knochen führen, nicht besonders unterschieden zu werden pflegen.

Innere Veränderungen von Knochen erfolgen durch benachbarte Schleimhäute und lassen die *Pneumaticität* der Knochen entstehen, deren bei der Paukenhöhle höherer Wirbelthiere, sowie bei der Lunge der Vögel Erwähnung zu geschehen hat.

Über die Verknöcherung s. außer den histologischen Lehrbüchern vorzüglich C. Bruch, Denkschr. der schweiz. Naturf. Gesellschaft. Bd. XI. H. Müller, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX. Z. J. Strelzoff in Eberth's Untersuch. aus dem path. Inst zu Zürich. II. Stieda, Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XI. A. Rollett in Stricker's Handbuch.

Über primäre und secundäre Knochenbildung: GEGENBAUR, Jen. Zeitschr. Bd. III. und Über das Kopfskelet von Alepocephalus rostratus. Morphol. Jahrb. Bd. IV. Supplement.

§ 83.

Das Knorpelskelet bildet die Grundlage für das knöcherne, welches auf ihm errichtet wird. Wie sehr auch, den Eigenschaften des Knochengewebes gemäß, der durch die Knochenbildung erlangte Zustand gegen den vorhergegangenen als ein höherer sich abhebt, so ist doch der Knorpel die Vorbedingung jener Vervollkommnung, wie er selbst sie in einem membranösen Vorläufer besaß. Mit dem Auftreten des Knochengewebes ist es nicht bloß dessen mit einem gewissen Elasticitätsgrade gepaarte größere Widerstandsfähigkeit, sondern auch eine bedeutende Raumersparnis, welche zur Geltung kommt. Daher treten in den Knochen schlankere Gebilde auf, die für die Stützfunction Größeres leisten, als ihre viel umfänglicheren knorpeligen Vorgänger. Entsprechend der Art seines Aufbaues vermag der Knochen seine Beziehungen auch jenseits der allgemeinen Stützfunction auszudehnen, und empfängt dadurch ein viel reicheres Relief, an welchem die Anpassung oft bis in die kleinsten Theile sich darstellt. Aber dabei darf nicht vergessen werden, dass die Grundzüge der Skeleteinrichtung sich bereits am Knorpel gestaltet hatten und jede besondere Gestaltung der Haupttheile vermöge der mit der Plasticität des Knorpels verknüpften Anpassungsfähigkeit am Knorpel sich vollzog, wie denn alles von knöchernen Bestandtheilen Hinzukommende dem Knorpel seine Ausbildung und Erhaltung verdankt, indem es dessen Function übernimmt. Diese Übertragung der Function ist es, welche die Bedeutung des Knorpelskelets auch dann nicht erloschen sein lässt, wenn es selbst unterging, denn es bildete für jene eine nothwendige Voraussetzung. Die Function des Knorpels findet im Knochen eine Fortdauer, wie sich in den einzelnen Fällen erweisen lässt. Nicht weil ein Knochen sich ausbildet, übernimmt er eine bestimmte Leistung, sondern er bildet sich aus, weil er eine Function übernommen hat, die er vom Knorpel empfing, und diese wird ihm übertragen, weil er sie vollkommener vollzieht.

Die Übertragung der Leistung erfolgt unter Anschluss des Knochens an den Knorpel, sei es in partieller Anlagerung, sei es durch Umwachsen des Knorpels, woraus wieder mannigfaltige, im Wesentlichen oben geschilderte Vorgänge entspringen. Es entspinnt sich ein Kampf zwischen beiderlei Geweben, dessen Ende der Untergang des Knorpelgewebes ist. Bei der einfachen Anlagerung führt eine allmähliche Minderung des Knorpels den Rückgang desselben auf phylogenetischem Wege und seinen völligen Schwund herbei, oder der Knochen bemächtigt sich schon hier des Knorpels. Dieses ist sein regelmäßiges Geschick bei der Umlagerung, wo an die Stelle des zerstörten Knorpels Knochengewebe sich setzt und schließlich der vorher knorpelige Skelettheil durch einen Knochen dargestellt wird. Bei dieser durch *Substitution des Knorpelgewebes durch Knochengewebe* entstehenden Umwandlung leistet der Knorpel auch während seiner Zerstörung dem Knochengewebe Dienste, indem dasselbe an den inneren Knorpelresten zur Ablagerung kommt. Der vergleichende Überblick dieser auf die Reihe der Vertebraten sich vertheilenden

Einrichtungen findet den Fortgang der Erscheinung in allen Stadien vertreten, welche bei den höheren Formen ontogenetisch den meist verkürzten Zustand, eine Recapitulation dessen bilden, was die vorausgegangenen phylogenetisch erworben hatten.

Der Untergang des Knorpels trifft aber nicht alle Theile des Primordialskelets. Nicht bloß an den Gelenkenden erhält sich ein bedeutsamer Knorpelrest, auch sonst, wo die besonderen Eigenschaften des Knorpels noch werthvoll sich erweisen, bleiben Theile des Knorpels, wie an Brustbein und Rippen, oder in den mannigfaltigen Abkömmlingen des der Kopfdarmhöhle zugehörigen Kiemenskelets und am Cranium, in der früheren Gewebsbeschaffenheit, als Zeugen der partiellen Fortdauer jenes primitiven Zustandes.

Der Untergang des Knorpelgewebes im knöchernen Skelet ist nur in seltenen Fällen eine Umwandlung, d. h. eine wirkliche *Verknöcherung des Knorpels*, wobei die Knorpelzelle zur Knochenzelle, die Intercellularsubstanz des Knorpels zu jener des Knochens wird. Dieser nur an wenigen Localitäten, vorzüglich bei Säugethieren, beobachtete Vorgang tritt völlig in den Hintergrund gegenüber der Zerstörung des Knorpels durch Veränderung seiner Formelemente und durch einwachsende Canäle, die allmählich weitere, ihre Wand mit Knochenschichten überkleidende und damit sich wieder verengernde Räume bilden. Es ist daher der knöcherne Aufbau wesentlich das Product eines neuen, den Knorpel substituirenden Gewebes.

An knorpelig bleibenden Skelettheilen bildet *Verkalkung* ein häufiges Vorkommen, welches manche Theile mit Regelmäßigkeit ergreift.

Der phyletische Gang der Osteogenese ist in meiner Darstellung nur in seinen Umrissen gegeben. So zahlreich die Untersuchungen des Processes bei Säugethieren sind, so spärlich betreffen sie die niederen Abtheilungen, so dass gerade da noch bedeutende Lücken bestehen, wo nicht bloß Mannigfaltigkeit der Knochenstructur, sondern auch die Anfänge der bei Säugethieren ausgeprägteren Befunde das wissenschaftliche Interesse erwecken müssten.

Sonderung der grofsen Abtheilungen des Skelets.

§ 84.

Bei Amphioxus bot die membranöse Skeletbildung, die in der Hauptsache mit der Chorda dorsalis ein Achsenskelet vorstellte, keine regionale Differenzirung. Wenn auch am gesammten Körper die Entfaltung des respiratorischen Darmabschnittes dem bezüglichen Körpertheile durch den Besitz der Kiemen eine andere Bedeutung als dem folgenden zuwies, so war dieses am Skelet im Allgemeinen nur durch das Auftreten eines Stützapparates der Kiemen ausgedrückt. Aber dieses »Kiemenskelet« fand sich ohne directen Zusammenhang mit dem Achsenskelet selbst.

Mit dem Erscheinen des Knorpelgewebes beginnen neue Zustände. Dieses Gewebe zeigt sich perichordal an den schon im membranösen Skelet im Allgemeinen als obere und untere Bogen unterschiedenen Theilen. Wir kennen nur solche Zustände, bei denen es bedeutender sich entfaltete, diese setzen aber nothwendig andere voraus, in welchen es bei dem Beginne blieb, und wieder andere, welche

die Zwischenstadien repräsentiren. Es wird nützlich sein, sich schon bei dieser Erscheinung des Knorpels im Craniotenskelet klar zu machen, dass wir die Anfänge nicht mehr in ausgebildeten Organismen vor uns haben und dass die Ontogenese hier das in rascher Zeitfolge darstellt, was phylogenetisch auf zahlreiche, in langen Zeiträumen sich folgende Formen vertheilt gewesen sein musste.

Indem die Knorpelbildung in den perichordalen Basen der Bogen an den durch die Myocommata verstärkten, metamer angeordneten Abschnitten stattfindet, giebt sie den Ausgangspunkt für metamere, die Chorda umlagernde Theile, welche auch, über dem centralen Nervensystem sich berührend, Abschnitte des Achsenskelets, Wirbel vorstellen. Deren Reihe bildet die *Wirbelsäule*. Diese Gestaltung des Achsenskelets wird zu einer charakteristischen Eigenthümlichkeit der Vertebraten. Sie ging hervor aus den membranösen, bei Acraniern waltenden Zuständen und ward in ihrer Metamerie bedingt durch die Muskelsegmente oder vielmehr das sie trennende Gewebe, die Myocommata, welche sich den membranösen Bogen anschlossen. Während die bei Amphioxus erst secundär aufgetretene Asymmetrie der Myomeren das Gleiche auch an den Muskelsepten hervorrief und damit auch den einzelnen, je einem Wirbel entsprechenden Abschnitt eine symmetrische Gestaltung entzog, tritt bei den Cranioten am Achsenskelet die Symmetrie wieder hervor, wenn sie auch nicht selten Störungen wahrnehmen lässt.

Die Wirbelbildung erstreckt sich aber nicht in der Gesammtlänge des Achsenskelets. Die dem vorderen respiratorischen Abschnitte des Darmes entsprechende, von der Chorda dorsalis durchsetzte Körperstrecke empfängt andere Einrichtungen. Die ontogenetische Erfahrung lehrt hier das Auftreten nicht metamer geordneter knorpeliger Theile. Gleichfalls perichordal, aber seitlich, beginnt eine Knorpelbildung (Parachordalia), welche mit der erfolgenden Differenzirung des vorderen Abschnittes des Centralnervensystems zum Gehirn weiter sich ausdehnt und unter mancherlei anderen Veränderungen in dieser Region sich zur *Schädelkapsel* gestaltet. Auch ventrale Knorpelgebilde, spangenförmig in den Kiemenwänden die respiratorische Darmhöhle umziehend, kommen zur Ausbildung und bilden mit der Schädelkapsel das Skelet des zum *Kopfe* werdenden Vordertheiles des Körpers. So legt sich in der Fortsetzung der Wirbelsäule, als vorderer Abschnitt des Achsenskelets, das Kopfskelet an, dessen Beziehungen zur ersteren weiter unten zu prüfen sind.

Mit der Entstehung der Gliedmaßen kommt auch diesen eine innere Skeletbildung zu, welche in der Ontogenese sich ohne Beziehungen zum Achsenskelet darstellt. Wie uns die bei der Ontogenese der Wirbelsäule sich ergebenden Thatsachen und die Vergleichung des Acranierbefundes mit dem der Cranioten zur phylogenetischen Prüfung des Kopfskelets führen werden, so werden dort gegebene Verhältnisse auch für das Gliedmaßenskelet phylogenetische Anhaltspunkte liefern, durch welche Verknüpfungen des gesammten Skeletsystems möglich sind.

Von den Verbindungen der Skelettheile.

§ 85.

Der Zusammenhang der einzelnen Skelettheile unter einander bietet verschiedene, zum Theil eine stufenweise Ausbildung darstellende Befunde. Mit dem ersten Auftreten eines knorpeligen Skelets wird der Zusammenhang der einzelnen Theile durch Bindegewebe dargestellt, welches von einem Stück zum anderen tritt und eigentlich nichts Anderes ist, als das Gewebe, in welchem die Sonderung des Knorpels stattgefunden hatte, oder welches bei einer Gliederung eines Knorpels in mehrere Stücke aus ersterem allmählich entstand. Das von ersterem Vorgange übrig gebliebene oder durch den letzteren erzeugte Gewebe bildet den *ersten Bandapparat.* Nach Maßgabe der an den bezüglichen Skelettheilen *durch die Muskulatur entstandenen Beweglichkeit* gehen in jenem Gewebe Veränderungen vor sich, es lockert sich mit der Bewegung und zugleich kommt an den einander correspondirenden Flächen der Skelettheile ein bestimmtes *Relief* zum Ausdruck. Dass hierbei die Zugwirkung der Muskeln einen Factor vorstellt, ist nur im Allgemeinen bestimmt, es ist aber auch einleuchtend, dass die specielle Gestaltung der Verbindungsflächen von der Richtung jenes Muskelzuges abhängen muss, und dass sie bei einer einfachen Winkelbewegung sich anders gestalten muss, als bei Bewegungen nach allen Richtungen. Während ein geringer Grad der Bewegung an den einander correspondirenden Flächen der Skelettheile nur eine geringe oder gar keine Veränderung an jenen hervorruft, so wird durch eine vermehrte Muskulatur jenes Relief verändert, und vorher mehr oder minder plane Flächen empfangen eine bestimmte Gestalt, die an der einen convex, an der anderen concav erscheint. Wir unterscheiden diese als *Kopf* und *Pfanne*, beide sich correspondirend, wenn auch in Einzelfällen große Mannigfaltigkeit darbietend. Was dafür, dass an einem Skelettheil die Pfanne, an dem anderen der Kopf entsteht, bestimmend wirkt, ist nicht sicher; wie die Ausbildung dieser beweglichen Verbindungen aber durch die Muskulatur beherrscht wird, so ist gewiss auch das Verhalten der Muskeln für die Entstehung jenes Reliefs bedeutsam, wenn auch etwas Bestimmtes darüber bis jetzt nicht festgestellt werden kann. S. Anmerk.

Die Ausbildung der Verbindungsflächen zeigt sich vielfach bei noch continuirlichem Zusammenhange der Skelettheile durch Zwischengewebe. Dazu liefern die Fische Beispiele. Mit Bezug auf die Beweglichkeit kann die Verbindung physiologisch als *Gelenk* (Articulatio) gelten, während in der That (morphologisch) nur eine Bandverbindung (Syndesmose) besteht. *So schreitet die physiologische Differenzirung der morphologischen voraus,* welch letztere erst mit der die Gelenkbildung vollendenden Continuitätstrennung eintritt. In vielen Gelenken erhält sich das intermediäre Gewebe mehr oder minder gelockert oder in theilweisem Schwunde, während das Gelenkrelief völlig ausgebildet erscheint, und indem daran Zustände mit successivem Schwunde jenes Gewebes sich anreihen, ergeben sich alle Einzelstadien der Gelenksonderung dauernd repräsentirt. Am Endpunkte zeigt sich dann

eine völlig glatte Beschaffenheit der Gelenkflächen, an denen der Knorpel der ersten Anlage der bezüglichen Skelettheile als Gelenkknorpel sich forterhält. Aus dem die Skelettheile überkleidenden Gewebe — Perichondrium und Periost — geht dann die von einer sogenannten Synovialmembran ausgekleidete *Gelenkkapsel* hervor, in welcher an den bei der Bewegung der Skelettheile minder afficirten Partien stärkere Bindegewebszüge zur Entfaltung kommen, wie solche auch da entstehen, wo von den verbundenen Skelettheilen ein Widerstand geleistet wird (Hilfsbänder). Von der Kapsel sowohl, als auch von dem eine Zeit lang persistirenden Zwischengewebe, welches in niederen Zuständen die Gelenkenden der Skeletstücke trennt, entstehen mancherlei Differenzirungen (Menisci), die am Mechanismus des Gelenkes in verschiedenem Maße sich betheiligen.

Der Gang der Gelenkbildung zeigt sich phylogenetisch in stetem Fortschreiten. An denselben Skeletabschnitten, welche in niederen Abtheilungen noch syndesmotisch verbunden waren, stellt sich in den höheren allmählich die »Articulation« ein. Diese kommt aber wiederum nicht in allen Gelenken gleichmäßig zur Ausbildung, denn sie wird vom Gebrauche des Gelenkes beherrscht, dessen Modalitäten auch die Mannigfaltigkeit der Gelenkflächenskulptur hervorrufen. Der Erwerb dieser Einrichtungen wird aber in den höheren Abtheilungen allmählich vererbt, und es kommen in der Ontogenese schon die das betreffende Gelenk charakterisirenden Verhältnisse zur Anlage, *noch bevor die Muskelthätigkeit wirksam wird*. Dieser fällt vielmehr nur die fernere Ausbildung zu. So entstehen also die Gelenke *phylogenetisch* durch Muskelwirkung und das Entstandene bleibt durch Vererbung im Besitze des Organismus, welcher es durch eigene Thätigkeit weiter bildet. Dadurch kommt nicht nur eine Ausbildung zu Stande, sondern auch jene Veränderungen, welche allmählich, in Generationsreihen sich summirend, zu Umgestaltungen führen, wie sie selbst in einander nahe stehenden Abtheilungen vorkommen.

Immer ist es also die *Muskelarbeit*, welche, die ursprüngliche Verbindung von Skelettheilen lösend, die Einrichtungen der Gelenke hervorruft und damit dem Skelet selbst eine höhere Bedeutung verleiht, indem sie den articulirenden Theilen einen weiteren Umfang ihrer aus der Bewegung sich ableitenden Functionen gestattet.

Die nähere Prüfung der Gelenkverhältnisse, oder überhaupt der die Verbindung der Skelettheile betreffenden Fragen, ist bis jetzt nur selten Gegenstand der Forschung gewesen, und über vielen Punkten herrscht noch Dunkel, besonders hinsichtlich der causalen Momente. Wenn man auch versucht hat, z. B. die Sonderung der Gelenkenden in Pfanne und Kopf von den Muskelinsertionen abzuleiten und die Entstehung der Pfanne als das Primäre, den Kopf Formende zu betrachten, nachdem die in der Nähe der Pfanne sich inserirenden Muskeln durch ihre Zugwirkung sie hervorriefen (HENKE-REIHER), so widerlegt sich diese Erklärung durch manche Thatsache, so z. B., dass an der Halswirbelsäule der Schildkröten Gelenkköpfe und Pfannen in außerordentlicher Mannigfaltigkeit vertheilt sind, so dass derselbe Wirbelkörper, der bei einer Gattung vorn eine Pfanne besitzt, bei der anderen einen Gelenkkopf trägt, ohne dass die betreffende Muskulatur eine Verschiedenheit böte. Es ist somit jedenfalls das Bestehen noch anderer Ursachen für jene Differenzirung

anzunehmen, wenn auch in einzelnen Fällen dem Muskelzuge eine Bedeutung zukommen mag. Solche Fragen sind eben nicht von einem beschränkten, nur einen Einzelfall beherrschenden Gesichtspunkte aus zu lösen, und wo nur der letztere subjectiv oder objectiv möglich ist, hat er sich der Prätension zu begeben, in einer erzielten Erfahrung ein allgemein gültiges »Gesetz« ergründet zu haben.

Schriften über das Skelet.

G. Cuvier, Recherches sur des Ossemens fossiles. 4. Édit. 10 vols. Paris 1834—36. Avec Atlas. — R. Owen, On the Archetype and Homologies of the vertebrate Skeleton. London 1848. — H. Credner, Die Stegocephalen etc. Leipzig 1881—95. — Derselbe, Die Urvierfüßler (Eotetrapoden) des sächs. Rothliegenden. Berlin 1891. — A. Fritsch, Fauna der Gaskohle. Prag 1881—1893. — C. Bruch, Osteologie des Lachses. Mainz 1861. — R. Molin, Sullo scheletro degli Squali. Venezia 1860. — C. K. Hoffmann, Beiträge z. vergl. Anat. d. Wirbelthiere. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. IV. 1879. — L. Calori, Scheletrografia de' Saurii. Nota 1—7. Bologna 1858—61. — G. D. Brühl, Skelet der Crocodilinen. Wien 1862. — E. Ficalbi, Lo Scheletro di un Geko. Pisa 1882. — L. Dollo, Bulletin du Mus. Royal d'hist. nat. de Belgique. T. I—IV. 1882—86. — O. C. Marsh, The dinosaurs of North-America. Washington 1896. — R. Owen, Archaeopteryx lithogr. Philos. Transact. 1863. — Derselbe, Memoir on the Dodo. London 1866. — Derselbe, On dinosaur. P. I—XI. Transact. Zool. Soc. 1843—65. — O. C. Marsh, Odontornithes. Washington 1880. — W. Dames, (Archaeopteryx). Paläont. Abh. Bd. II. 1. Berlin 1884. — W. K. Parker, Osteology of Gallinaceous Birds and Tinamous. Transact. Zool. Soc. Vol. V. — St. G. Mivart, Axial skeleton of Pelecanidae. Transact. Zool. Soc. Vol. X. — W. H. Flower, Osteology of Mammalia. Nach der dritten Aufl. übersetzt. Leipzig 1888.

Von der Wirbelsäule und ihren Abkömmlingen.

Aufbau der Wirbelsäule im Allgemeinen.

§ 86.

Von der Gesammtheit des Achsenskelets der Acranier werden wir den vorderen Abschnitt, welcher der respiratorischen Kopfdarmhöhle angehört, bei den Cranioten in das Kopfskelet übergehen sehen. Es geschieht mit dem Auftreten von Knorpel in dem vorher vorhandenen indifferenteren Stützgewebe, woraus das Cranium als eine das Gehirn umschließende Kapsel entsteht, während an der Wand der Kopfdarmhöhle knorpelige Bogenstücke das Skelet der Kiemenbogen hervorbringen. Das Knorpelcranium beginnt seine Entstehung um den vordersten Abschnitt der Chorda dorsalis (Parachordalia) und lässt damit diese Theile dem Kopfe zufallen, indess die deren Fortsetzung bildenden Theile sich dem Rumpfe entlang erstrecken und an der Chorda dem Aufbaue der *Wirbelsäule* zu Grunde liegen.

Um die Chorda entsteht eine bei Acraniern auf niederer Stufe bleibende Scheide als elastische Membran. Dieser *Elastica* (externa) folgt von den *Cyclostomen*

an, vom Chordaepithel, d. h. epithelartig angeordneten Chordazellen ausgeschieden, eine zweite, stärkere Schicht, welche nunmehr, von der Elastica umgeben, die Grundlage fernerer Sonderungen abgiebt. Davon ist später zu handeln.

Jenseits dieser *Elastica* erstreckt sich die membranöse Skeletbildung, umschließt dorsal das Rückenmark sowie ventral das Cölom und sendet mehr oder minder verticale Septa zwischen die Myomeren. Dieses bei den Acraniern aus faseriger Substanz bestehende, selten auch Zellen umschließende Gewebe wird bei den Cranioten zellenführend. Die es bei ersteren überkleidende Zelllage (vergl. oben S. 192), welche seine Matrix bildete, lässt ihre Formelemente sogleich in die Fasersubstanz übergehen und damit einen neuen Gewebszustand entstehen, welcher Bindegewebe vorstellt. Diese Beschaffenheit des von der Chorda ausgehenden *membranösen Gerüstwerkes bildet für die Cranioten den Ausgangspunkt der Entstehung der knorpeligen Wirbelsäule.*

In allmählicher Entfaltung liefert der Knorpel erst einfachere Stützgebilde, die an Umfang gewinnen, so dass nach und nach die Chorda von ihnen umschlossen wird.

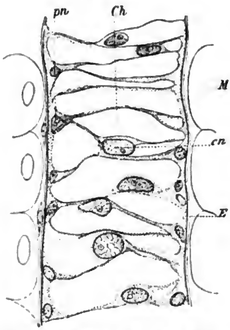
Durch die perichordalen Knorpelstücke wird eine Metamerie ausgedrückt, indem sie den Muskelsepten (Myocommata) entsprechen, und damit giebt sich der erste Zustand dessen zu erkennen, was wir »*Wirbel*« nennen, deren Summe die *Wirbelsäule* (Rückgrat) zusammensetzt. Wenn auch die Umschließung des Rückenmarks, wie am Cranium jene des Gehirns, die erste und hauptsächlichste Bedeutung der Wirbelsäule vorstellt, so bleibt es nicht dabei. Von den knorpeligen Wirbeln gehen Fortsätze aus. Median bildet sich in der Verlängerung dieser allmählich ein Stützapparat für die senkrechten Flossen, das *unpaare Flossenskelet.* Lateral und ventral kommt es gleichfalls im Anschlusse an die Wirbelsäule, im Allgemeinen so weit das Cölom nach hinten reicht, zu Stützgebilden der Körperwand, den *Rippen.* Von den letzteren selbst leitet sich endlich wieder ein neuer Skelettheil ab, das *Sternum* oder Brustbein.

Wir betrachten somit mit der Wirbelsäule eine Anzahl anderer, zum Theil weit von ihr entfernter Stützapparate. Aus der Darstellung wird sich ergeben, ob und in wie weit dieser Zusammenschluss nicht durch die bloße Anlagerung, sondern auf genetische Beziehungen, d. h. auf die Abstammung sich begründen lässt.

Die Veränderung des membranösen Skelets von den Acrania zu den Cranioten bildet einen auch an anderen Orten bestehenden Vorgang, welcher die enge Verknüpfung von Cuticularbildungen mit der Entstehung des Bindegewebes zeigt, wie das von LEYDIG vor langer Zeit schon an anderen Beispielen hervorgehoben wurde. Das membranöse Skelet von Amphioxus stellt eine Cuticularbildung vor, das Product der es epithelartig überkleidenden Zellen, ebenso wie auch an der Cutis die ersten Schichten des Corium noch der Formelemente entbehren, die ihnen nur angelagert sind (vergl. S. 84). Wie hier, so ist auch am membranösen Skelet die Einwanderung oder Einbettung von Formelementen von der Matrix her *ein Folgezustand,* welcher Bindegewebe entstehen lässt. Dass jenes Stützgewebe der Acranier nicht völlig homogen ist, sondern bereits eine fibrilläre Textur zeigt, ist gegen jenen Vorgang ein untergeordneter Umstand, welcher jedenfalls nicht durch eine bloße »Umwandlung« von Zellen entstand.

Die Bedeutung der *Chorda dorsalis* als einheitlichem Stützorgan des Körpers erhält sich am vollständigsten bei den Cyclostomen, da bei diesen die bereits aufgetretenen Knorpeltheile, im Umfang beschränkt, eine noch untergeordnete Rolle spielen. Die Chorda erstreckt sich, von der vorhin beschriebenen Scheide umgeben, vom Cranium aus durch die Länge des Körpers, mit welchem sie unter Erhaltung ihrer epithelartigen äußersten Zellschicht wächst und damit dauernd in Function steht. Auch in der Anordnung der Chordazellen ergeben sich noch manche an die Befunde von Amphioxus erinnernde Verhältnisse (vergl. Fig. 95 mit Fig. 110). Ihre Beziehung zum Centralnervensystem spricht sich in einer dorsalen Abplattung ihrer Cylinderform aus, welche zuweilen auch rinnenförmig ausgebuchtet ist, und mit dieser Vertiefung das Rückenmark (*m*) aufnimmt.

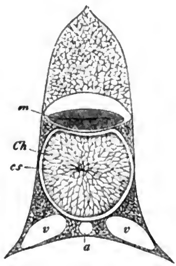
Fig. 109.



Horizontaler Längsschnitt durch die Chorda eines 6 mm großen Ammocoetes. *Ch* Chorda. *E* Elastica. *pn* Kerne der peripheren Zelllage. *cn* centrale Kerne. *M* Anlagen der Muskelsegmente. (Nach Klaatsch.)

Das perichordale, membranöse Skeletgewebe geht dorsal in eine Überbrückung des Rückgratcanals über und umschließt dabei oberhalb desselben einen weiten, von großen fettführenden Zellen erfüllten »Dachraum«. Diesem Gewebe kommt mit seiner membranösen Umschließung wohl gleichfalls eine Stütz- und zugleich Schutzfunction für das Rückenmark zu, indem es den Rückgratcanal gegen Einwirkung von Druck von Seite der Muskulatur sichert. Es entspricht dem oberen Längsstrange, welcher schon bei Amphioxus aus der Vereinigungsstelle der membranösen Seitenwände des Rückgratcanals entstanden war (S. 191). Ventral setzt sich das perichordale Stützgewebe mit der Chorda zugekehrter Verstärkung in die Cölomwand fort, und hier sind ihm zunächst die Cardinalvenenstämme (*v*) angelagert, sowie median unter der Chorda die Aorta (*a*) verläuft, beiderlei Blutgefäße durch lockeres Zwischengewebe unter einander verbunden. Die von der Seite der Chorda auf- und abwärts fortgesetzte, aus straffen Faserzügen bestehende Membran hat nach außen netzförmiges Gewebe liegen, und da, wo sie dorsal und ventral die Chorda verlässt, umfassen ihre Abzweigungen solches Gewebe. In dasselbe gehen auch Faserzüge von der strafferen Schicht über, so dass es derselben nicht unbedingt fremd ist.

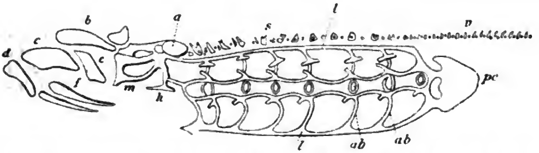
Fig. 110.



Querschnitt durch das Rückgrat von Ammocoetes. *Ch* Chorda. *cs* Chordascheide. *m* Rückenmark. *a* Aorta. *v* Cardinalvenen.

In der letztgenannten Gewebsschicht treten *knorpelige Theile* auf. Von diesen Knorpelchen gehören je zwei einem Körpermetamer an. In dem vorderen, d. h. auch die Kiemen umschließenden Körperabschnitte sind diese Knorpel umfänglicher (Fig. 111 *s*), als weiter nach hinten (*r*), und das je vordere Stück ist zur

Fig. 111.



Knorpelskelet des vorderen Körpertheiles von Petromyzon, ohne die Chorda. *a—h*, *m* Theile des Kopfskelets. *ab*, *l*, *pc* Theile des Kiemenskelets. *s*, *t* Knorpel der oberen Wirbelbogen. (Nach A. SCHNEIDER.)

Umschließung der Durchtrittsstelle der motorischen Nervenwurzel durchbohrt. Das zweite, kleinere Knorpelstück liegt in der Nähe des Austrittes des sensiblen Nerven, welcher es bei dem Fehlen einer Durchbohrung des vorderen Knorpelchens von der motorischen Wurzel trennt. Nach hinten zu treten etwas unregelmäßigere Zustände auf, aber in der Caudalregion sind die Knorpel zu einer zusammenhängenden, nur von den Durchtrittsstellen der Nerven unterbrochenen Leiste vereinigt, von welcher zum Theil dichotomische Fortsätze nach der Flosse ausstrahlen. Solche mediane Knorpelstücke kommen auch an der vorderen Region, aber ohne Zusammenhang mit den den Rückgratcanal begleitenden Knorpeln vor. Damit sind an der Wirbelsäule zwei große Abschnitte, der *Rumpf-* und der *Caudaltheil*, zur Sonderung gelangt.

Ventrale Knorpelbildungen fehlen der vorderen Region des Körpers, denn die mit den Kiemenbogen zusammenhängende Knorpelleiste (Fig. 111 *l*), welche sich jederseits längs der Chorda erstreckt, ist das Product der Kiemenbogen (s. weiter unten). Dagegen besitzt das netzförmige Gewebe auch ventral zwischen den strafferen Zügen Zellgruppen, welche auf Knorpelbildung hindeuten, und weiter hinten treten ventrale Knorpel auf, welche am Schwanze ähnlich den dorsalen, zu einer gleichfalls mediane Radien in die Flosse sendenden Leiste zusammenfließen. Am Schwanze besteht somit ein sehr vollständiges Knorpelskelet, für dessen allmähliche Sonderung der vordere Körperabschnitt mit zerstreuten Knorpeltheilen die Belege bietet.

Obgleich dem Rückgratcanale angeschlossen, bilden die vorderen Stücke *doch noch keine den letzteren umschließenden Bogen*, denn wenn auch von der Umgebung der Chorda beginnend, weichen sie mit ihren oberen Enden lateral vom Rückgratcanal ab (GOETTE, SCHNEIDER). Daraus, wie aus dem beregten Verhalten zu den Nerven, ergiebt sich die ursprünglichere Function jener Knorpel in engerer Beziehung zu den Nervenaustritten, und damit *von localer Bedeutung*, wenn dieser Zustand als der primitive zu gelten hat.

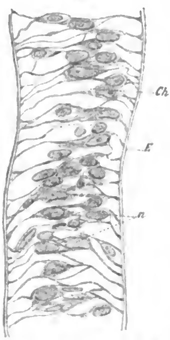
Das laterale Ausbeugen der die motorischen Nerven durchlassenden Knorpelstücke besitzt gleichfalls eine Beziehung zur Nervenbahn, denn dieser Abschnitt des Knorpels wird vom Ramus dorsalis des betreffenden Nerven durchbohrt (SCHNEIDER), die Ausbeugung des Knorpels steht wohl damit in causalem Zusammenhang. Die Knorpelbildung zeigt sich in unregelmäßiger Verbreitung, auch hier und da streckenweise in das netzförmige Bindegewebe fortgesetzt, so dass die aus ihr hervorgehenden Stücke der Regelmäßigkeit der Gestalt entbehren.

Außer JOH. MÜLLER und RATHKE s. vorzüglich A. GOETTE, Beiträge zur vergl. Morph. des Skeletsystems. II. Arch. für Mikroskopie. Bd. XV. A. SCHNEIDER, Beitr. z. vergl. Anat. und Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere op. cit.). H. KLAATSCH, Beitr. z. vergl. Anat. d. Wirbelsäule. I. Morph. Jahrb. Bd. XIX. V. v. EBNER, Über den fein. Bau der Chorda der Cyclostomen. Sitzungsber. d. K. Acad. d. Wiss. M.-Nat. Cl. Bd. CIV. Derselbe, Über Myxine u. Ammocoetes. Ibidem.

§ 87.

Die Chorda behält sammt ihrer Scheide ihre volle ursprüngliche Bedeutung in mehreren Abtheilungen der **Fische**, indem sie mit dem gesammten Körper fortwächst. Die Elastica bildet die erste die Chorda umschließende Hülle, und wird erst später von der bedeutenderen unter ihr abgeschiedenen Scheide von ihr abgedrängt (CLAUS). Das repräsentirt den ersten Zustand, wie wir ihn auch in Fig. 112 sehen, wo wir zugleich in der Anordnung der Chordazellen eine Wiederholung früherer Verhältnisse erkennen. In der Umgebung der Elastica sind bedeutendere Veränderungen aufgetreten. Die schon bei den Cyclostomen gebildeten Knorpel erscheinen umfänglicher und umschließen den Rückgratcanal als *obere Bogen* (Neuralbogen), während ventral der Chordascheide in gleicher Weise aufsitzende Knorpel, am Rumpfe eine Strecke des Cöloms begrenzend und am Schwanze wieder unter den Caudalgefäßen sich vereinigend, *untere Bogen* (Hämalbogen) vorstellen. Mit der Ausbildung dieser Knorpel tritt das häutige Skelet, in welchem sie entstanden, zurück, es stellt aber, indem jene Knorpel sich in ihm entfalteten, eine skeletoblastische Schicht dar. Obere und untere Bogen bringen die Gliederung der Wirbelsäule zum Ausdruck, und wenn wir auch in den einzelnen Abtheilungen mancherlei Complicationen begegnen, so kann doch vorläufig je ein oberes und unteres beiderseitiges Bogenstück mit dem ihm zufallenden Chordaabschnitte als ein Wirbel bezeichnet werden. Die *Chorda repräsentirt dessen Körper*, von welchem die Bogen ausgehen. Dieses Verhalten, in größter Verbreitung während früher ontogenetischer Stadien bestehend, bildet den Ausgangspunkt für zahlreiche Differenzirungen. Wenn wir den Wirbelkörper später von den Bogen aus zu Stande kommen sehen, das Ganze als »Wirbel«

Fig. 112.

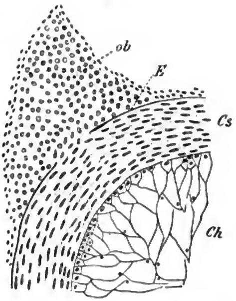


Medianer Längsschnitt durch die Chorda eines 6 mm großen Embryo von Pristiurus. *Ch* Chorda. *E* Elastica. *n* Kerne. (Nach KLAATSCH.)

erscheinend, so soll damit noch nicht eine volle Gleichartigkeit der ersten Entstehung ausgesprochen sein. Wir werden manchem Zustande begegnen, in welchem die Bogen nicht völlig den Körpern entsprechen, in der Anzahl verschieden sind, und mannigfache, zum Theil nur unvollkommen erkannte Zustände scheinen vorauszugehen, bis die völlige Einheit des Wirbels erreicht ist.

Bei den *Elasmobranchiern* und *Dipnoern* wird die Chordascheide verändert, indem deren Elastica an den Bogenbasen stellenweise zerstört wird, und an den Lücken Knorpelzellen der Bogen einwandern (Fig. 113). Die partielle Auflösung der Elastica erfolgt mit dem Wachsthume. So wird allmählich die zugleich von innen her weiter wachsende cuticulare Schicht, in welcher schräg sich kreuzende Fibrillenzüge gesondert waren, von Zellen und Zellsträngen durchsetzt, und die gesammte Scheide empfängt damit einen andern Charakter. Sie tritt gewöhnlich auf eine höhere Stufe, und der dem betreffenden Bogen entsprechende Abschnitt ist jetzt ein allerdings noch von der Chorda durchzogener *Wirbelkörper*, dessen Entstehung von den Bogen ausging. Wo aber diese Veränderung der Chordascheide sich nicht auf die einzelnen Abschnitte beschränkt, sondern in der ganzen Länge der Chorda gleichmäßig vor sich geht, bleibt das Kriterium eines Wirbels an den jeweils zu ihm gehörigen Bogen.

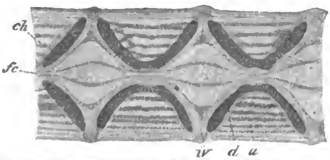
Fig. 113.



Segment von der Wirbelsäule eines 4 cm langen Mustelus vulgaris. *Ch* Chorda mit der an ihrer Peripherie befindlichen epithelartigen Schicht. *Cs* Chordascheide. *E* Elastica. *ob* Knorpel eines oberen Bogens. (Nach Klaatsch.)

Von diesem Zustande entspringen mehrere divergente Befunde, von welchen einer bei den *Selachiern* in außerordentlichem Reichthum sowohl der Textur der knorpeligen Theile als auch im Verhalten zur Chorda dorsalis sich darstellt. Bezüglich der letzteren ist hervorzuheben, dass dieselbe sich zwar in der ganzen Länge erhält, aber nicht in gleichem Umfange durch die Reihe der Wirbel. An der je einem Wirbelkörper entsprechenden Stelle wird sie mit dem ersten Erscheinen des Wirbels im Weiterwachsthum gehemmt, während in intervertebraler Richtung sie auch fernerhin zunimmt und damit im Gegensatze dazu an jener ersten Bildungsstelle des Wirbels eine Einschnürung (Fig. 114 *fc*) darbietet. In

Fig. 114.

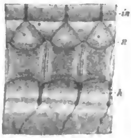


Verticaler Längsschnitt durch die Wirbelsäule von Squatina vulgaris. *a* Wirbelkörper. *iv* Intervertebralverbindung. *ch* Chorda. *fc* Durchbrechung des Wirbelkörpers durch die Chorda. *d* Verkalkungen des Wirbelknorpels (Doppelkegel). (Nach Hasse.)

dem Umfange dieser anscheinenden Einschnürungen und der Ausdehnung der dazwischen befindlichen größeren Chordamassen walten beträchtliche Differenzen, welche zum größten Theile von dem Wachsthum des jetzt zur Herrschaft gelangten Wirbelknorpels abhängig sind. So kommt es zur Erhaltung bald geringerer, bald reichlicherer Chordamassen, je nachdem der Wirbelkörper mehr in longitudinaler oder mehr in transversaler und verticaler Richtung an Umfang zunimmt. Immer aber erhält der knorpelige Wirbelkörper vorn wie hinten eine von der Chorda erfüllte Vertiefung, er wird *amphicöl.* Am Wirbelkörper bildet der von der Chordascheide aus entstandene Theil den innersten Abschnitt, da er noch ferner direct von oberen und unteren Bogen ausgehenden Knorpelmassen von verschiedener Mächtigkeit überlagert wird.

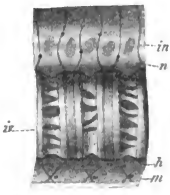
Die Bogen bieten sich in sehr differenter Ausbildung, und die *oberen* (*Neuralbogen*) (Fig. 115 *n*) finden sich oft im Wettbewerbe mit anderen, dazwischen befindlichen Stücken (*Intercalaria*). Diese (Fig. 115 *in*) entsprechen den schon bei Cyclostomen erwähnten kleineren Knorpeln, und wie diese Beziehungen zu den sensiblen Nerven besitzen, so besitzen sie die Bogenstücke zu den motorischen, und in der Regel werden beide je von den betreffenden Nerven durchbohrt (vergl. Fig. 115), welche auch beim Bestehen membranöser Lücken zwischen den Knorpelstücken durch erstere ihren Weg nehmen (Carcharias). Damit wird die primitive Beziehung der Knorpel zu den Nerven aufgegeben. Die oberen Bogen umschließen bald nur einen Theil des Rückgratcanals und überlassen den Abschluss dem Intercalare (Fig. 115), bald theilen sie sich mit den letzteren in jene Function (Fig. 115), oder mehrere Intercalaria kommen auf je einen Wirbel. Der Austritt der Nerven kann auch zwischen dem Bogen und den Intercalaria stattfinden. Immer erlangt der Rückgratcanal eine meist vollständige knorpelige Decke, in welcher zwischen den Bogen und den Intercalaria noch besondere Schlussstücke vorkommen können (Scyllium). Die oberen Bogen bieten in der Regel am Rumpfe keine Fortsatzbildungen, aber am Schwanze kommen solche zuweilen sehr bedeutend ausgeprägt vor (Processus spinosi). Es wird bei dem Skelet der unpaaren Flossen darauf zurückzukommen sein.

Fig. 115.



Drei hintere Rumpfwirbel von Centrophorus. *n* obere Bogen. *in* Intercalare. *h* untere Bogen. (Nach HASSE.)

Fig. 116.



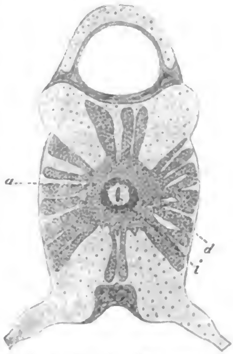
Drei Rumpfwirbel von Alopias vulpes. *iv* Zwischenwirbelband. *m* Schaltstücke der unteren Bogen. (Nach HASSE.)

Die *unteren Bogen* (*Hämalbogen*, Fig. 116 *h*) divergiren am Rumpfe in lateraler Richtung, während sie am Schwanze abwärts treten und, sich vereinigend, den Caudalcanal mit seinen Blutgefäßen umschließen. Die benachbarten Bogen grenzen nicht immer an einander und sind auch bei ihrer transversalen Verschmelzung am Schwanze in manchen Fällen durch

Lücken von einander getrennt. Auch fehlen hier Intercalarstücke nicht ganz (Fig. 116 *m*), wenn sie auch kein allgemeines Vorkommen bilden. Am Rumpfe erweisen sich diese unteren Bogen in Beziehung zur Rippenbildung, bei welcher das nähere Verhalten zu betrachten sein wird.

Wie der Wirbelkörper sich schon bei seinem Aufbaue aus ursprünglich differenten Theilen (Chordascheide und Bogenknorpel) zusammensetzt, so zeigt er auch später noch in seinem Gefüge sehr mannigfache und verschiedene Befunde. Von solchen ist einmal eine aus dem Scheidenantheil entsprungene faserige Schicht anzuführen, in welcher die Knorpelstructur zurücktritt und die Zellen mehr spindelförmig sich darstellen, so dass sie sich zwischen weniger verändertem Knorpel fremdartig ausnimmt. An diese Schicht knüpft eine die Structur des Wirbels außerordentlich beeinflussende Veränderung an, nämlich die *Verkalkung des Knorpels*. Wenn wir uns den amphicölen Wirbelkörper mit Verkalkung jener Schicht vorstellen, so wird dieselbe in der vorderen wie in der hinteren Hälfte des Wirbels einen Kegel bilden, der, in der Mitte des Wirbels mit dem anderen Kegel zusammenstoßend, einen *Doppelkegel* herstellt. In Fig. 114 sind diese verkalkten Doppelkegel im senkrechten Längsschnitte zu sehen. Diese Einrichtung bildet wiederum den Ausgangspunkt für neue, durch die Verkalkung hervorgerufene Modificationen der Wirbelstructur, durch welche dem aus Knorpel aufgebauten Wirbel eine bedeutende, die Function der gesammten Wirbelsäule erhöhende Festigung zu Theil wird.

Fig. 117.

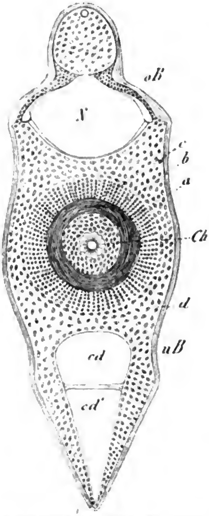


Querschnitt durch einen Rumpfwirbel von Alopias. *i* Innenzone. *d* Außenzone. *a* centraler Doppelkegel. Der Schnitt geht durch die Durchlassstelle eines Nerven. (Nach HASSE.)

Der verkalkte Doppelkegel kommt nicht immer zu gleichmäßiger Ausbildung und die Verkalkung kann sich auch auf den innersten Theil des Wirbels beschränken. Da diese Verkalkung nicht in der unmittelbaren Umgebung der Chorda auftritt, scheidet sie den Knorpel in eine *Innen-* und eine *Außenzone* (Fig. 118 *a*, *c*), von welchen die erstere am wenigsten Veränderungen empfängt. Auf Querschnitten des Wirbels erscheint der verkalkte Doppelkegel als Ring, daher solche Wirbel *Cyclospondyli* (HASSE) benannt sind. Eben derselbe unterscheidet daraus abgeleitete andere Formen als *Tectospondyli* und *Astrospondyli*. Bei der ersteren wird der nach außen vom Doppelkegel befindliche Theil des Wirbelkörpers durch cylindrische Schichten verkalkten Knorpels in einzelne Abschnitte gesondert, und dadurch ergeben sich aus dem Querschnitte mehrfache concentrische Kreise. Auf dem Längsschnitte giebt Fig. 118 von diesem Verhalten ein Bild. Gehen von der Wand des Doppelkegels radiäre Verkalkungen nach außen, so entsteht der Astrospondylus. Diese Strahlen bieten in den einzelnen Familien ein sehr mannigfaltiges Verhalten, sowohl in der Anordnung als auch in der Ausdehnung. Sehr häufig kommt eine

Kreuzform vor (Fig. 117). Wenn sie die Oberfläche des Wirbelkörpers erreichen, ist das zwischen den einzelnen Strahlen einer Gruppe befindliche Gewebe verändert und das Relief der Körperoberfläche entspricht jenen Strahlen mit leistenartigen Vorsprüngen. In anderen Fällen bietet das Strahlenkreuz eine liegende Form (z. B. bei Mustelus) oder die Zahl der Strahlen beträgt sechs (manche Rochen), wobei durch Auflösung symmetrischer Strahlen, oder durch Verbreiterung der Strahlen auf Kosten des Zwischenknorpels selbst am einzelnen Wirbel an dessen Durchschnitten beträchtliche Verschiedenheiten sich darstellen. Auch von der Oberfläche des Wirbelkörpers her oder dicht unter derselben bilden sich bei vielen Selachiern Verkalkungen in regelmäßiger Disposition, wie solche auch den Bogentheilen zukommen.

Fig. 118.



Querschnitt durch einen Schwanzwirbel von Pristiurus melanostomus. *Ch* Chorda. *a* Innenzone. *b* Faserschicht. *c* Außenzone. *d* äußerste Knorpelschicht. *oB* obere Bogen. *uB* untere Bogen. *N* Rückgratcanal. *cd* Caudalcanal für die Arterie, *cd'* für die Vene.

Bezüglich des nicht in die Verkalkung einbezogenen Knorpels ist eine nicht selten zu beobachtende bestimmte Anordnung der Formelemente hervorzuheben. Als Beispiel hierfür mag die Außenzone dienen, die in Fig. 118 (*c*) eine radiäre Zellenstellung zeigt. Darin kommt die Richtung des Wachsthums dieser Schicht zum Ausdruck.

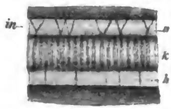
Längs der Firste der oberen Bogen ist ein *elastisches Band* bald nur in oberflächlicher Lagerung, bald in den Knorpel der Bogen oder der Intercalaria eingesenkt.

Der seitlich vorspringende Theil der unteren Bogen am Rumpfe entspricht dem von OWEN im Allgemeinen als *Parapophyse* bezeichneten Fortsatze eines Wirbelkörpers, während dasselbe Bogenstück am Schwanze als *Haemapophyse* benannt ward. Der letztere Begriff dürfte, jedenfalls in seiner Gegensätzlichkeit zur Parapophyse, aufzugeben sein.

In engem Anschlusse an die Selachier hält sich die Wirbelsäule der Holocephalen, bei denen sogar in vielen Punkten ein indifferenterer Zustand herrscht. Die *Chorda* erstreckt sich hier, uneingeschränkt durch den Aufbau von Wirbelkörpern, noch *gleichmäßig* durch die Wirbelsäule. Die bedeutend dicke Chordascheide hat von den Bogen her Zellen aufgenommen und erhält sich zum großen Theile in der oberflächlichen Begrenzung des Wirbelkörpers. Ihre Elastica grenzt sie auch noch theilweise von den Bogenstücken ab. Die Scheide ist von fibrillärer Textur und führt Formelemente, welche in einer äußeren und einer inneren Schicht mehr rundlich, in einer mittleren dagegen spindelförmig sind, und diese Schicht ist verkalkt. Die Verkalkung bildet schmale, dicht auf einander folgende *Ringe*, welche Wirbelkörper vorstellen könnten, wenn der Wirbelbegriff hier nicht ein sehr flüssiger wäre, denn von den der Chordascheide aufsitzenden, von Intercalaria durchsetzten

Bogenstücken *kommt je eines auf eine Mehrzahl jener Kalkringe* (vergl. Fig. 119 *k*). Auch die unteren Bogen entsprechen nicht genau den oberen, so dass der Wirbelsäule zwar eine Gliederung, aber in dieser noch nicht eine einheitliche Wirbelbildung zukommt. Obschon alle Componenten eines Wirbels vorhanden sind, *besteht doch noch ein Zustand der Indifferenz der Wirbelsäule,* und zwar viel mehr noch als bei Selachiern, welche auch in dieser Hinsicht weiter geschritten sind.

Fig. 119.



Ein Stück Wirbelsäule von Chimaera monstrosa. *k* Wirbelkörper. *n* obere Bogen. *h* untere Bogen. (Nach HASSE.)

Während im Aufbaue des größten Theiles der Wirbelsäule die knorpeligen Bogen nur durch die Abgabe von Formelementen an die den Wirbelkörper constituirende Chordascheide betheiligt sind, kommt zu dieser mehr mittelbaren Theilnahme am vorderen Abschnitte der Wirbelsäule noch eine unmittelbare hinzu. Schon bei *Selachiern* boten die vorderen Wirbel Concrescenzen (Notidani) und bei den *Rochen* trifft sich eine größere Anzahl von Wirbeln in einen einheitlichen Knorpelcomplex umgestaltet, was in etwas anderer Art sich auch bei Chimären wiederholt. Hier hat sich aber der Bogenknorpel über die von der Chordascheide dargestellten Wirbelkörper erstreckt und bildet einen neuen Theil des Körpers, welcher davon umhüllt wird. Die Bogen haben damit die Herrschaft über den Wirbel gewonnen, und wenn sie zuerst nur durch ihre Formelemente Einfluss gewannen, so sind sie hier mit ihrer gesammten Substanz in die Körperbildung übergegangen.

Die *Concrescenz am vorderen Abschnitte der Wirbelsäule* der Elasmobranchier fließt aus verschiedenen Quellen. Wo sie bei *Haien* besteht, ist sie mit einem Continuitätsanschlusse an das Cranium verbunden. Als Causalmoment ist wohl die durch die unmittelbare Nachbarschaft des Craniums bedingte Minderung der Beweglichkeit dieser Wirbelstrecke anzusehen (Notidani). Anderer Art ist das Verhalten der Carcharia, bei welchen vom Knorpel des Cranium her ein Überwachsenwerden der Wirbelsäule erfolgte (E. ROSENBERG). Wieder anders zu beurtheilen ist das Verhalten bei *Rochen.* Hier dürfte der das mit der Wirbelsäule articulirende Cranium bewegenden Muskulatur eine Bedeutung für die Concrescenz zukommen. Vielleicht spielt auch die Gliedmaßenmuskulatur eine Rolle dabei. Für die *Holocephalen* giebt sich das mächtige, aus einem Wirbelcomplex entstandene Knorpelstück, mit welchem das Cranium articulirt, durch die bedeutende mediane Erhebung in causalem Connex mit dem letzterer mittels eines Gelenkes verbundenen mächtigen *Stachels,* mit welchem die Rückenflosse beginnt. Ob auch die Occipitalgelenkbildung dabei von Einfluss war, ist ungewiss, wie denn solcherlei Anpassungen noch vielfach der genaueren Ermittelung bedürftig sind, welche nur aus der Feststellung der dabei in Frage kommenden Factoren und deren Vergleichung erlangt werden kann.

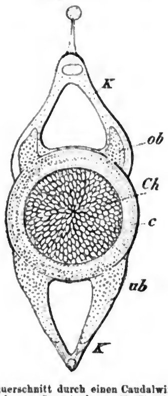
Im Verhalten der Chorda ist die Entstehung einer medianen Verdichtung hervorzuheben, welche die Länge der Chorda durchsetzt und aus ungleichem Wachsthum der Chordazellen entsprungen scheint.

Außer L. AGASSIZ (Poiss. foss.), JOH. MÜLLER (Myxinoiden), BALFOUR (Elasmobranchia) s. KÖLLIKER, Über die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier. Würzb. Verhandl. Bd. X. Derselbe, Weitere Beobachtungen über die Wirbel der Selachier. Abh. der SENCKENBERG. Ges. Frankfurt. Bd. V. C. GEGENBAUR, Über die Entw. d. Wirbelsäule v. Lepidost. etc. Jen. Zeitschr. Bd. III.

A. GOETTE, Beitr. z. vergl. Morphologie etc. II. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. C. HASSE, Die fossilen Wirbel. Morph. Jahrb. Bd. II. Derselbe, Das natürliche System der Elasmobranchier auf Grundlage des Baues und der Entwickelung der Wirbelsäule. Jena 1879—82. Derselbe, Beitr. z. allg. Stammesgesch. d. Wirbelthiere. Jena 1883. A. SCHNEIDER, Beiträge (op. cit.). C. RABL, Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb. Bd. XIX. H. KLAATSCH, Beitr. z. vergl. Anat. d. Wirbelsäule. II. Morph. Jahrb. Bd. XX. E. ROSENBERG, Occipitalregion der Selachier etc. Festschr. 1884.

Die schon bei den Holocephalen durch ihre gleichmäßige Fortdauer mit der Indifferenz der Wirbelkörper in Connex befindliche Chorda zeigt sich auch bei den **Dipnoern** in dem gleichen Verhältnis, aber ihre Scheide lässt es bei gleicher von den Bogenknorpeln aus erfolgter Veränderung nicht zu einer verkalkten Zone kommen. Daher ergiebt sich auch aus ihr keine auf eine Gliederung der Wirbelsäule hinweisende Instanz. Diese kommt ausschließlich in den Bogen zum Ausdruck. Solche sind in der skeletoblastischen Gewebschicht, welche die Chorda umschließt, eingebettet und sitzen an der Chorda selbst mit verbreiterter Basis deren Elastica auf, welche hier die oben (S. 225) erwähnten Durchbrechungen bietet. Obere und untere Bogen entsprechen sich am Rumpftheile der Wirbelsäule genau, während am Schwanztheile Unregelmäßigkeiten vorkommen. Je ein obere und untere Bogen umfassender Abschnitt der Chordascheide stellt einen *Wirbel* vor (Fig. 120), der auch dadurch markirt wird, dass die Scheide zwischen je zwei solchen Abschnitten eine leichte Auftreibung darbietet, an welcher die Chorda nicht betheiligt ist. An den ersten Wirbeln stoßen die Knorpel der oberen und unteren Bogen jedenfalls unter einander zusammen, und rufen so eine vollständigere, an die Verhältnisse bei Selachiern erinnernde Wirbelbildung hervor (Ceratodus).

Fig. 120.



Querschnitt durch einen Caudalwirbel von Ceratodus. *Ch* Chorda. *c* Scheide. *ob*, *ub* Bogen. *K* Knochen. (Nach KLAATSCH.)

Die *oberen Bogen* bieten auch in ihrer, die ventrale Wurzel des bezüglichen Spinalnerven durchlassenden Öffnung das primitive Verhalten, und umschließen den Rückgratcanal mit einem mächtigen Knorpeldache, über welchem, gleichfalls noch von Bogentheilen umfasst, das elastische Längsband seinen Weg nimmt. Über diese Strecke setzt sich der Bogen in den Processus spinosus fort, dem zuweilen noch mehrere abgegliederte Skeletstücke folgen. An den unteren Bogen findet eine subchordale Vereinigung statt, ihre seitlichen Theile tragen am Rumpfe die Rippen, die gegen den Schwanz hin immer mehr convergiren, und schließlich an jedem Wirbel zu einem unteren, wieder einige Glieder tragenden unpaaren Fortsatze, Processus spinosus, vereinigt sind.

An diesem Knorpelskelete ist aber mit der hier zum ersten Male erscheinen-

den *Ossification* (Fig. 120 *K*) ein bedeutender Fortschritt erfolgt. Er ersetzt die bei Elasmobranchiern waltende Verkalkung. Ein knöcherner Beleg findet sich an den Dornfortsätzen und deren zur Körperoberfläche tretenden Gliedern, wie an den davon ausgehenden Gliedstücken, welche zur unpaaren Flosse gelangen, er demonstrirt den Beginn eines Processes, welcher den Weg zu höheren Formationen anbahnt. *Da wir die erste Entstehung von Knochensubstanz noch im Integumente finden* (vergl. S. 151), wo mancherlei Producte aus ihr hervorgehen, *wird die Knochenbildung von dort aus auf die zur Oberfläche des Körpers tretenden Theile des Knorpelskelets gelangt und von da weiter zur Wirbelsäule fortgesetzt zu erachten sein.* Jedenfalls geht die Ossification nicht von den Wirbeln aus, sondern kommt von außen her, so dass aus jener Thatsache ein neuer Hinweis auf die bereits oben erörterte Frage besteht (S. 200).

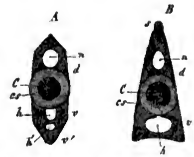
Am *Caudaltheile* von Ceratodus ergiebt sich an den oberen Bogenstücken eine hintere Abgliederung und an diesen erst kleinen Knorpeln erfolgt eine Volumzunahme, in Folge deren sie, unter Schwinden der ursprünglichen Bogen, den ganzen Wirbel allmählich herstellen (KLAATSCH).

S. die Monographien über Dipnoer, ferner C. HASSE, Die Entw. der Wirbelsäule der Dipnoer. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LV. H. KLAATSCH, Wirbelsäule. II. (l. cit.).

§ 88.

Die Chorda bewahrt auch noch unter den Ganoiden ihre Bedeutung und zwar bei den *Chondrostei* (*Stören*), als ein mächtiges von starker Scheide umschlossenes Rohr, auf welchem das Knorpelskelet Fuß gefasst hat. Aber die Scheide (Fig. 121 *cs*) bleibt *ohne jene Invasion* von *chondroblastischen Formationen* der Bogen, wie sie in den vorhin dargestellten Abtheilungen sich ergab, und die Scheide an der Herstellung von Wirbelkörpern sich betheiligen ließ. Aber sie erwirbt eine fibrilläre Textur und ihre Fibrillenzüge in schräger Durchkreuzung erscheinen als eine Sonderung der auch hier ursprünglich homogenen Cuticularsubstanz, wie das auch in der Grundsubstanz der Scheide der Chimären und Dipnoer sich traf. So knüpft sich die Chorda durch das Verhalten ihrer Scheide eng an die ursprünglichen Zustände, und erscheint nur als eine Weiterbildung derselben.

Fig. 121.



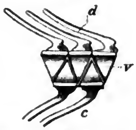
Querschnitte durch die Wirbelsäule von Acipenser sturio. 1/1. *A* vom Schwanze. *B* vom Rumpfe. *C* Chorda. *cs* Chordascheide. *d* obere, *v* untere Bogen. *s* Dornfortsatz des vorhergehenden Wirbels. *n* Rückgratcanal. *h* Canal für die Aorta, *h'* für die Schwanzvene.

Die knorpeligen Bogen umschließen als obere (Fig. 121 *d*) den Rückgratcanal und setzen sich in Processus spinosi fort, während die unteren (*v*) schon an einem großen Theile des Rumpfes die Aorta umschließen und am Schwanze mit der Arterie auch die Caudalvene (*h'*). An beiden Strecken treten noch *Schaltstücke* auf, aber die oberen umschließen nicht mehr den Rückgratcanal. Eine Ausdehnung des Bogenknorpels über die Chorda zeigt in der vorderen Region einen Fortschritt an, womit zugleich eine Concrescenz dieser Wirbel unter einander

wie mit dem Cranium sich verbindet. Durch die knorpelige Bogenbildung, wie durch die Intercalaria, schließt sich die Wirbelsäule der Störe an jene der Selachier an, aber durch die Nichtbetheiligung der Chordascheide an einer Wirbelkörperbildung werden Beziehungen zu einem tiefer stehenden Zustande ausgedrückt. Die *Ossification* ist aber auch bei den Stören zur Wirbelsäule gelangt, und hat die abgegliederten Processus spinosi der oberen Bogen ergriffen. Auch an den Bogen treten Verknöcherungen auf, aber viel weniger mächtig als an den vorgenannten Fortsätzen. Dass dieser Vorgang erst ziemlich spät Platz greift, lässt den Weg der Phylogenese erkennen, indem sich die Veränderung nicht in der ersten Ontogenese, sondern während des späteren Lebens erworben darstellt.

Eine unveränderte Chorda wie bei den Chondrostei, bestand auch in anderen Abtheilungen der Ganoiden und bildet, wie die fossilen Reste derselben bezeugen, die Unterlage, auf welcher von den Bogen her die Wirbelkörperbildung erfolgte. Am niedersten scheinen die Heterocerci sich zu verhalten, bei welchen in der Umgebung der Chorda noch keine ossificirten Theile sich vorfinden. Manche Lepidosteiden (Hypsocormus) bieten knöcherne Bogen in engem Anschluss an die Chorda, und bei Pycnodonten findet eine Ausbreitung der Basen jener Bogen auf der Chorda statt, so dass dieselbe zuweilen unter Fortsatzbildung der knöchernen Bogenbasen von diesen zum Theil umschlossen wird. Daran schließen sich Zustände, in denen die Basen der Bogen, obere und untere, wechselseitig in einander übergreifen und bald noch Strecken der Chordaoberfläche freilassen (z. B. bei Caturus), bald dieselbe vollständig bedecken (Callopterus, Eurynemus). Hier wird also jeder Wirbelkörper aus zwei schräg an einander gefügten Stücken dargestellt, zwei *Halbwirbeln*, deren jeder am Schwanze mit einem Bogen mit dem davon ausgehenden Dornfortsatze (*d*) im Zusammenhange steht. Der Wirbelkörper, und damit der ganze Wirbel, ist hier also noch kein einheitliches Gebilde, und aus der Trennung der Anlagen der oberen und der unteren Bogen ist auch für den Körper ein Getrenntbleiben seiner Bestandtheile hervorgegangen.

Fig. 122.



Ein Stück Wirbelsäule von Callopterus Agassizii. *v* Wirbel. *d* obere Bogen. *c* Rippen. (Nach ZITTEL.)

Ein weiterer Schritt ist bei einem Theile der fossilen Lepidosteiden und Crossopterygier geschehen durch die Verschmelzung der beiden Halbwirbel zu einem die Chorda umschließenden ringförmigen Stück, an welchem eine seitliche Naht die Trennungsspur erkennen lässt. Solche *Ringwirbel* bieten verschiedene Mächtigkeit ihres Körpertheiles, so dass man bei bedeutender Stärke des Ringes auch eine entsprechende Veränderung der denselben durchsetzenden Chorda anzunehmen berechtigt ist. Eine weitere Ausbildung des Wirbelkörpers erfolgt unter Zunahme der Dicke des Ringes gegen dessen Mittelpunkt (Belonostomus), so dass der Chorda intervertebral eine größere Ausdehnung zugekommen sein muss, als vertebral, d. i. in Mitte des Wirbelkörpers, und dadurch kommen Befunde

zu Stande, welche bei den vereinzelten Überbleibseln der einst weitverzweigten Abtheilung der Ganoiden noch bestehen (Polypterus, Amia).

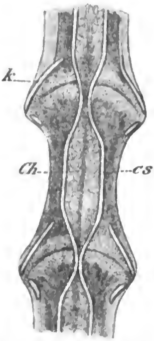
Wenn wir auch wegen des Mangels der Erhaltung anderer Gewebe als Knochen bei den fossilen Formen bezüglich jener Vorgänge in dem Wirbelaufbau keine Kenntnis haben, und besonders hinsichtlich der Betheiligung von Knorpel an jenem Process uns im Dunkel befinden, so ist doch bei den fossilen Ganoiden im Großen der Weg zu erkennen, welchen die Bildung knöcherner Wirbel ging. Die verschiedenen, oben nur in der Kürze angeführten Zustände, stellen einzelne Stadien dieses Weges vor. Sie führen nicht immer in gerader Richtung. Besonders die gegen einander verschränkten Halbwirbel dürften einseitig auslaufende Zustände sein, welche nur bezeugen, dass die Gewinnung eines die Chorda umfassenden, den Bogen eine sichere Stütze bietenden Skeletgebildes, wie es im Wirbelkörper sich darstellt, auch von den knöchernen Theilen auf mannigfaltige Weise versucht wird, wie ja schon bei den Elasmobranchiern an den äquivalenten Theilen durch Knorpelverkalkung eine große Mannigfaltigkeit sich aussprach. Im Allgemeinen aber erfahren wir doch aus jenen fossilen Resten, dass *aus den Bogen auch der knöcherne Wirbelkörper hervorgeht*, der letztere empfängt eine biconcave Gestalt, wird *amphicöl*, wie wir in anderer Weise schon die Wirbel von Selachiern trafen.

Der Zusammenhang des Körpers mit den Bogen bildet einen Vorläuferzustand für einen anderen, der uns gleichfalls schon bei fossilen Ganoiden begegnet. Bei manchen sitzen die Bogen nur dem Körper auf (Aspidorhynchus). Wir werden hierfür annehmen dürfen, dass in einer für beiderlei Theile bestehenden knorpeligen Anlage des ganzen Wirbels jeweils besondere Ossificationen nicht in Concrescenz getreten sind, wie sich solche Zustände auch bei lebenden Ganoiden ergeben. Von diesen sind Crossopterygier (Polypterus) und Amia mit knöchernen, schwach amphicölen Wirbeln versehen, deren Bogen durch Knorpel mit dem knöchernen Körper in Verbindung stehen. Da in der Vorfahrenreihe dieser Fische die eben erwähnten, ersten Zustände des knöchernen Wirbelkörpers vorhanden sind, im Zusammenhange mit den knöchernen Bogen, ist hier eine Differenzirung zu erkennen, über die uns auch bei Teleostei Erfahrungen vorliegen. Bei Amia sind auch Intercalarstücke im Knorpelstadium der Wirbelsäule beobachtet.

Wie groß die Divergenz der Organisation unter den Ganoiden ist, lehrt auch *Lepidosteus*, in dessen Familie wir gleichfalls niedere Befunde antrafen. Aber die dort vollständige Persistenz der Chorda macht bei den lebenden neuen Einrichtungen Platz. Der genau gekannte Entwickelungsgang zeigt die Chorda nur vorübergehend in dem primitiven Verhältnisse und demgemäß auch die Scheide von geringer Mächtigkeit und ebenso die Knorpelanlagen der Bogen. Eine völlige Umschließung der Chorda durch jene getrennt auftretenden Knorpel lässt von der Chorda durchsetzte knorpelige Körper entstehen, die, sich verlängernd, sogar unter einander zusammenfließen. Während an dem den Bogen tragenden Theile die Chorda längere Zeit unverändert erhalten bleibt, wird sie vom wachsenden intervertebralen Knorpel eingeschnürt, und an diesem Knorpel kommt die Gelenk-

bildung zu Stande (vergl. Fig. 123). Die Wirbelkörper werden *opisthocöl*, indem je ein vorderer Kopf mit je einer hinteren Pfanne articulirt. Der ganze Process endet mit einer Zerstörung der Chorda, was zuerst am intervertebralen Abschnitte derselben beginnt. Der dem Wirbelkörper von den Bogen her zukommende Knorpel vernichtet hier die Chorda, und wird selbst wieder durch knöcherne Theile ersetzt. In der intervertebralen Articulation der Körper aber bildet sich eine unter den Fischen neue Einrichtung aus, welche erst in höheren Abtheilungen wieder gefunden wird. Wie dadurch eine Weiterbildung sich zu erkennen giebt, so besteht in Knorpelstücken, welche zwischen den oberen Bogen sich auch beim erwachsenen Fische erhalten, ein Hinweis auf niedere Zustände, indem diese Knorpel mit den Intercalaria der Selachier und Chondrostei zu vergleichen sind. So nimmt die Wirbelsäule von Lepidosteus eine unter den lebenden Ganoiden singuläre Stellung ein, und es besteht von dem mit den Anderen gemeinsamen Ausgangspunkte eine weite Entfernung, auf welcher viele, wohl bei fossilen Vorfahren vorhandene Zwischenstufen liegen müssen. Beachtung verdient aber auch der sehr langsam erfolgende Aufbau der Wirbelsäule, welche sehr spät ihre Vollendung empfängt.

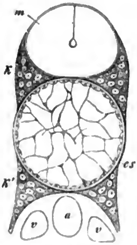
Fig. 123.



Horizontaler Durchschnitt durch die Wirbelsäule eines 18 cm langen Lepidosteus. *Ch* Chorda. *cs* Chordascheide. *k* Knochenlamelle.

Die Wirbelsäule der Teleostei knüpft an niedere Zustände an, in so fern die Chorda, wenn auch verändert, erhalten bleibt und in frühen ontogenetischen Stadien zeigen sich fast völlig gleiche Befunde mit den unteren Abtheilungen (Fig. 124). Das Knorpelgewebe spielt dabei eine untergeordnete Rolle und nur in seltenen Fällen wird der primordiale Wirbelkörper von ihm gebildet. Man muss also, in Vergleichung mit den Ganoiden, eine Reduction der knorpeligen Anlage als charakteristisch betrachten, zumal auch in den auch sonst primitiver sich verhaltenden Formen reicherer Knorpel, als in den mehr veränderten Abtheilungen vorkommt. Diese Reduction lässt sich also als eine allmähliche nachweisen, und sogar an einer und derselben Wirbelsäule giebt sich die von vorn nach hinten vor sich gehende Abnahme der Knorpelanlage in gewissen Entwickelungsstadien zu erkennen. Häufig (bei Physostomen) zeigt sich gleichfalls die Anlage von vier, oberen und unteren Bogen zugehörigen Knorpelstücken (Fig. 124 *k*, *k'*), die sich jedoch in verschiedenem Maße an der Bogenbildung betheiligen. Nur selten werden vollständige obere Bogen durch sie

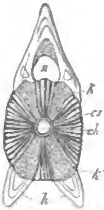
Fig. 124.



Querschnitt durch das Rückgrat eines Embryo von Salmo salar. *cs* Chordascheide. *m* Rückenmark. *k* obere, *k'* untere Bogenanlage. *a* Aorta. *v* Venen.

hergestellt, indem das Knochengewebe deren Herstellung besorgt. Mit dem Auftreten von Knochensubstanz werden die knorpeligen Bogenanlagen zum Theil ins Innere des Wirbelkörpers eingeschlossen und stellen dann, wenn sie nicht vom Knochen zerstört werden, auf senkrechtem Querschnitte ein schräg stehendes Knorpelkreuz vor (vergl. Fig. 125 *k*, *k'*). Im anderen Falle bleibt nichts von diesen Knorpeln erhalten und der Wirbelkörper wird nur aus Knochenlamellen oftmals in besonderer Hohlstructur zusammengesetzt. Das ist auch bei Amia der Fall, wo gleichfalls im Beginn ein Knorpelkreuz auftritt.

Fig. 125.



Senkrechter Querschnitt durch die Mitte eines Wirbels von Esox lucius. *ch* Chorda. *cs* Chordascheide. *k*, *k'* Arme des Knorpelkreuzes, davon *k* den oberen, *k'* den unteren Bogenanlagen entspricht. *h* knöcherner unterer Bogen. *n* Rückgratcanal, darüber gleichfalls Knorpel als Rest einer medianen Verbindung der oberen Bogen.

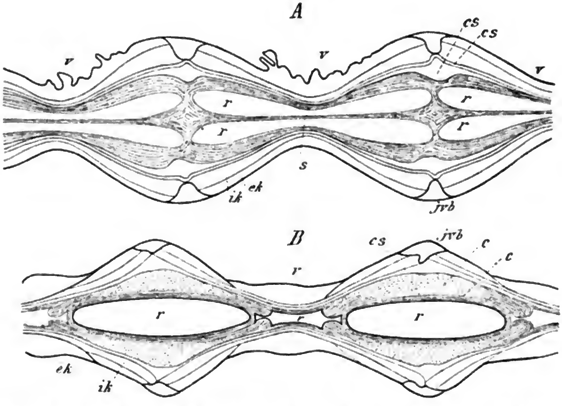
Immer findet sich intervertebrales Wachsthum der Chorda, wodurch der Wirbelkörper eine *amphicöle* Gestalt empfängt, wie bei den meisten Selachiern und vielen Ganoiden.

Die vier der Chorda aufsitzenden Bogenanlagen, welche den ersten ontogenetischen Zustand des Wirbels vorstellen, bilden für das Wachsthum der Chorda an dieser Stelle keine Schranke, wie ja auch solche Bogenanlagen an Wirbelsäulen mit gleichmäßig wachsender Chorda bestehen. Aber *in der Scheide dieser Abschnitte ist durch Verkalkung derselben* eine Veränderung entstanden, welche für jeden Wirbelabschnitt, wie ich bei Cyprinoiden finde, eine starre Hülle um die Chorda bildet, so dass sie hier fernerhin nicht mehr an Umfang zunimmt. Die Chordascheide hat in jener Kalkaufnahme etwas von dem alten Zustande bewahrt, in welchem sie mächtigere Kalkablagerungen aufnahm (Elasmobranchier) und wirkt noch mit jenem Reste auf die Gestaltung des Wirbelkörpers. Zwischen jenen Wirbelanlagen besteht für das Chordawachsthum kein Hemmnis, woraus die intervertebrale Volumzunahme entspringt. Indem nur allmählich das Längenwachsthum des Wirbelkörpers denselben auf vorher intervertebrale Abschnitte der Chorda sich erstrecken, und diese umfassen lässt, während das Wachsthum der übrigen noch intervertebral sich verhaltenden Chorda fortschreitet, kommt es zu einer biconcaven Gestaltung des Wirbelkörpers. Dessen *knöcherner* Aufbau ist aber hier als Causalmoment für das fernere intervertebrale Wachsthum der Chorda anzusehen, wie dieses selbst wieder die amphicöle Wirbelform bedingt. Während die Verkalkung der Chordascheide morphologisch mit dem niederen Zustande stimmt, erweist sich physiologisch die Bildung von Knochenlamellen in Bezug auf die Form des Wirbelkörpers von derselben Bedeutung, wie bei den Selachiern der verkalkende Knorpel des Doppelkegels.

Die Chorda bleibt aber nur in den frühen Zuständen geweblich unverändert. Theils unter Zunahme ihrer Intercellularsubstanz, theils auch mit Streckung der Vacuolen ihrer Zellen gehen daraus bei den Knochenfischen mancherlei verschiedene Zustände hervor, in welchen auch die Entstehung größerer, wohl mit Flüssigkeit erfüllter, Hohlräume (Fig. 126 *A*, *B*, *r*, *r*, *r* ...) eine Rolle spielen. Auch

eine Ablösung der Chorda von ihrer Scheide an der Intervertebralverbindung lässt eine solche Hohlraumbildung entstehen. In Fig. 126 *A* bezeichnet das höher

Fig. 126.



Verticale Längsschnitte durch die Wirbelsäule *A* von Barbus vulgaris, *B* von Naucrates ductor. 6/1. *v* Wirbelkörper. *ik* innere, *ek* äußere Knochenschicht der Wirbelkörper. *jrb* Intervertebralband. *cs* Chordascheide. *c* Chorda. *r*, *r* ... Chordalräume. *s* axialer Längsstrang.

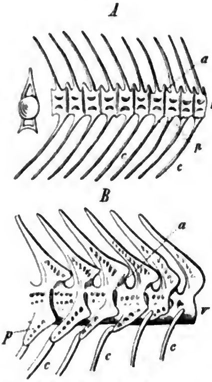
stehende *cs* einen solchen Raum. Für das specielle Verhalten verweise ich auf die Abbildung, und bemerke nur, dass der Befund von *A* den am meisten verbreiteten vorstellt.

Im peripheren Verhalten der Bogen ergeben sich sehr mannigfaltige Zustände. Wenn auch die Bildung eines *Dornfortsatzes* an den oberen Bogen die Regel bildet, so zeigt sich doch manche Ausnahme, indem z. B. jede Hälfte einen nicht mit dem anderseitigen sich verbindenden Fortsatz entsendet. Auch Verbindungen der benachbarten Bogen unter einander kommen zu Stande, indem von einem Bogen aus eine den folgenden erreichende Fortsatzbildung entsteht. Daraus erwächst der Wirbelsäule eine bedeutende Festigung.

Während die oberen Bogen längs der ganzen Wirbelsäule, im Wesentlichen gleichartig sich verhaltend, in unpaare Dornfortsätze sich erheben, werden am Rumpfabschnitte die unteren Bogen durch Rippen oder Rippenrudimente vertreten, die entweder direct dem Wirbelkörper angefügt sind oder an kürzeren oder längeren seitlichen Fortsätzen (Parapophysen, Owen) der letzteren sitzen. Bei den *Selachiern* begeben sich die unteren Bogen, nachdem sie die Rippen absendeten, am Rumpfende convergirend, schließlich in mediane Vereinigung. Man kann diesen Theil nicht als Parapophyse deuten, da diese doch durch den Besitz einer

Rippe bestimmt wird, welche hier fehlt. Sie entsprechen daher mehr der Gesammtheit der unteren Bogen. Auch bei den Chondrostei unter den *Ganoiden* hat ein ähnliches Verhalten Geltung, während bei *Amia* und *Lepidosteus* rippentragende Fortsätze an den Wirbelkörpern zur Ausbildung kommen, bei ersteren caudalwärts von ziemlicher Länge. Am Schwanze begrenzen sie den Caudalcanal und die vorher freien Rippen sind hier zu einem unteren Dornfortsatze vereinigt.

Fig. 127.

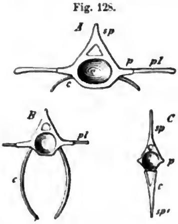


Stücke von Wirbelsäulen *A* von Hydrocyon Forskalii, *B* von Gadus aeglefinus.

Im einfacheren Zustande gehen andere Fortsatzbildungen vom oberen Rande der Wirbelkörper aus, nahe an der Wurzel des Neuralbogens (Fig. 127 *A, a*), und die je vorderen sind meist schwächer als die je hinteren. In weiterer Ausbildung treten die je vorderen auf den Bogen selbst und werden von einem der bereits geschlossenen Bogen überragt (Fig. 127 *B, a*), woraus Verbindungen auch unter den Dornfortsätzen hervorgehen.

In besonderer Art stellt sich das Verhalten von *Polypterus* dar. Die direct dem Wirbelkörper angefügten Rippen zeigen im Übrigen mit den vorgenannten gleichen Befund (Fig. 128) auch am Schwanze, aber oberhalb der Rippen sendet jeder Wirbelkörper einen bedeutenden Fortsatz (Diapophyse, Owen) ab (Fig. 128 *p*), welcher ein rippenartiges Stück (*pl*) trägt. Gegen den Schwanz nehmen beide an Umfang ab, so dass am Schwanze (*c*) selbst nur der Fortsatz noch angedeutet ist. In so fern hier zweierlei bewegliche Anhänge an einem Wirbel bestehen, kann man von zweierlei Rippen sprechen, worauf wir unten zurückkommen werden.

Fig. 128.



Wirbel von Polypterus bichir. *A* vom vorderen, *B* vom hinteren Theil des Rumpfes. *C* vom Schwanze.

Verschieden von den meisten Ganoiden verhalten sich die *Teleostei*. Hier bilden die häufig schon in der hinteren Rumpfgegend ansehnlich entwickelten Parapophysen knöcherne untere Bogenstücke, die also nicht vom ursprünglichen gesammten unteren Bogen, sondern nur von einem Theile desselben hergestellt sind. Dieses Verhältnis ist häufig leicht nachzuweisen, indem man findet, wie die vorn noch horizontal gelagerten Parapophysen am hinteren Rumpfabschnitte sich allmählich abwärts neigen und convergirend zu unteren Dornfortsätzen sich verbinden. Der Caudalcanal wird also bei den Selachiern, Dipnoern und Ganoiden einerseits,

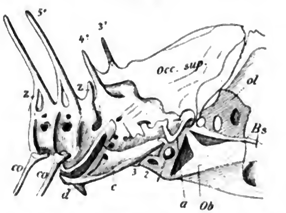
andererseits bei den Teleostei von ganz verschiedenen Skelettheilen hergestellt. In beiden Fällen aber werden die meist in ansehnliche platte Dornfortsätze auslaufenden unteren Bogen des Endes der Schwanzwirbelsäule zur Bildung des Schwanzflossenskelets verwendet (s. unten).

Die erste Erscheinung des Wirbelkörpers bei Teleostei in der Sclerosirung eines ringförmigen Abschnittes der Chordascheide ward als »Verknöcherung«, »Ablagerung osteoider Substanz« u. dergl. aufgefasst (CARTIER). Indem ich sie »Verkalkung« nannte, wollte ich nicht nur sie von dem viel später am Wirbelkörper Platz greifenden Ossificationsprocess ausscheiden, sondern auch in Beziehung bringen zu den analogen Veränderungen der Chordascheide in niederen Abtheilungen.

Die Gleichartigkeit der Wirbel in ihrer Folge ist bei Ganoiden und Teleostiern nicht selten gestört, indem einzelne Wirbelkörper ohne Bogen bestehen (z. B. am Schwanze von Amia) oder auch synostosiren, d. h. mit den nächsten vereinigt sind. Auch können die Bogen oben oder unten an einem Körper zu zweien vorkommen (s. HYRTL, Über Wirbelsynostosen und Wirbelsuturen bei Fischen. Wiener Denkschr. Math.-Naturw. Cl. Bd. XX. 1861). In anderen Fällen bildet die Concrescenz regelmäßig größere einheitliche Wirbelcomplexe. Es deuten die ersteren Zustände auf eine noch nicht ganz gewordene Organisation, in welcher die functionelle Bedeutung des einzelnen Wirbels noch nicht zur Selbständigkeit gelangte, während die letzterwähnten der auch im speciellen Verhalten der Wirbel ausgesprochenen großen Divergenz bei den Teleostei entsprechen.

Wie schon bei den Elasmobranchiern im vordersten Abschnitte der Wirbelsäule durch die Nachbarschaft des Craniums Veränderungen entstehen, so sind solche auch bei den anderen Fischen in ziemlicher Verbreitung. Sie entsprechen theils einer Assimilirung von Wirbeln an die *Occipitalregion*, wobei die oberen Bogenstücke sich mehr oder minder selbständig erhalten können (siehe darüber: GEGENBAUR, Die Occipitalregion und die benachbarten Wirbel der Fische. Festschrift für KÖLLIKER. 1887), theils sind es Anpassungen an andere Einrichtungen. Unter solchen nimmt der Übergang von Skelettheilen in einen mit dem Gehörorgan in Zusammenhang stehenden, die Schwimmblase betreffenden Apparat eine hervorragende Stelle ein. Dieser *Weber'sche Apparat* pflegt die ersten vier Wirbel zu beanspruchen und charakterisirt eine Gruppe der Physostomen (s. beim Gehörorgan). In nebenstehender Figur sind die ersten vier Wirbel in vollständiger Concrescenz, die zum Theil auch an den Wirbeldornen sich ausspricht, da vom Cranium her die Crista occipitalis sich dahin fortsetzt. In *a*, *c*, *d* bestehen Umgestaltungen verschiedener Skeletstücke in besonderen Functionen. Auch eine Umschließung der Schwimmblase, resp. eines Abschnittes derselben durch eine von der Wirbelsäule ausgehende knöcherne Kapsel gehört zu jenen Anpassungen.

Fig. 129.



Occipitalregion des Schädels im Medianschnitte mit dem Beginne der Wirbelsäule von Hydrocyon Forskalii. *Ob* Occipitale basilare. *Bs* Basisphenoid. *ol* Occipitale laterale. *1—3* Wirbelkörper. *3'—5'* Dornen. *z* Zygapophysen. *a, c, d* umgebildete Theile der Wirbelsäule. *co* die ersten unveränderten Rippen.

Die Zahlenverhältnisse der Wirbel bieten bei den Fischen außerordentliche Schwankungen. Die größte Zahl (365) ward bei Haien gefunden. Auch bei Ganoiden, z. B. beim Stör, trifft sich noch eine hohe Zahl. Unter den Teleostei ragen

die Aale mit bis über 200 Wirbel vor, während die übrigen Physostomen im höchsten Falle wenig über 80 erreichen, und bei den Acanthopteren, mit Ausnahme einiger gleichfalls vielwirbeliger Gattungen der Bandfische und Scomberoiden, eine viel geringere Anzahl besteht. Am meisten ist die Zahl der Wirbel reducirt bei den Plectognathen, wo sie, wie z. B. bei Ostracion, auf 15 sinken kann. Dieser großen Verschiedenheit der Gesammtzahl entspricht ein gleiches Verhalten bezüglich der Vertheilung auf die beiden Abschnitte (Rumpf- und Schwanzwirbelsäule), wobei zu bemerken ist, dass bei hohen Summen der größere Antheil meist der Schwanzregion zukommt.

Wenn wir die bei Selachiern vorhandene größere Wirbelzahl in Beziehung auf die Ganoiden und Teleostei als das ursprüngliche Verhalten ansehen (nicht in Beziehung auf den gesammten Stamm der Fische, dessen Entwickelung sicher mit erst allmählich sich steigernder Wirbelzahl begonnen hat), so werden wir annehmen müssen, *dass die Verminderung bei Teleostei aus einer Rückbildung hervorging.* Da die Differenzirung der Wirbel von vorn nach hinten schreitet, so wird in den Fällen der Rückbildung das Schwanzende der Theil sein, an welchem die Zahlbeschränkung sich äußert, wie wir denn wirklich am Schwanzende solche Rückbildungszustände wahrnehmen. Bei dieser Voraussetzung werden aber auch Änderungen in den Beziehungen der Wirbel zu den Körperregionen angenommen werden müssen, so dass ein Wirbel in dem einen Falle als Rumpfwirbel erscheint, indess er in einem anderen bei Rückbildung (resp. nicht erfolgter Ausbildung) der Schwanzregion, und darauf begründeter Verkürzung des Rumpfabschnittes, in die Schwanzregion einrückt. In wie fern auch ein Ausfall aus der Reihe hierbei in Betracht kommt, ist vorläufig nicht mit Sicherheit zu bestimmen. Bis jetzt fehlen alle Nachweise.

Bezüglich der Wirbelsäule der Ganoiden und Teleostei s. L. AGASSIZ, Poiss. foss. Ferner ZITTEL, Paläontologie. I. III. GEGENBAUR, Entw. d. Wirbelsäule von Lepidost. etc. Jen. Zeitschr. Bd. III. STANNIUS, Zoot. d. Fische. HYRTL, Wirbelsynostosen und Wirbelsuturen bei Fischen. Wiener Denkschr. Math.-Naturw. Cl. Bd. XX. O. CARTIER, Beitr. z. Entw. d. Wirbelsäule. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXV. Suppl. A. GOETTE, Beitr. z. vergl. Morphologie. II. Die Wirbelsäule. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV u. XVI. B. GRASSI, Lo sviluppo della colonna vertebr. ne' pesci ossei. R. Accad. dei Lincei. 1882—83. Auszug davon im Morph. Jahrb. Bd. VIII. C. SCHEEL, Beitr. z. Entw. der Teleostierwirbelsäule. Morph. Jahrb. Bd. XX. C. HASSE, Entw. u. Bau der Wirbelsäule der Ganoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVII. O. P. HAY, On the structure and development of the vert. column of Amia. Field Columbian Mus. Chicago 1895. V. v. EBNER, Üb. d. fein. Bau d. Chorda dors. v. Acipenser. Sitzungsber d. K. Acad. d. Wiss. z. Wien. Math.-Naturw. Cl. Bd. CIV.

Amphibien.

§ 89.

Von den mannigfachen Zuständen der oft nur fragmentarisch erhaltenen Wirbelbildungen fossiler Amphibien gelingt nur schwer die Gewinnung eines Bildes von dem Gange, welchen die Wirbelsäule in aufsteigender Richtung genommen hat.

Nicht wenige Verhältnisse erinnern an die bei Ganoiden erwähnten Befunde, die den *Wirbelkörper* aus getrennten Theilen sich zusammensetzen ließen. Man unterscheidet seine Form als rhachitome, wobei dem Körper ein unteres Stück als *Hypocentrum* zukommt, an welches sich dorsalwärts zwei seitliche Stücke

(*Pleurocentra*) ergänzend anschlossen, während an alle drei der obere Bogen sich fügt. Dazu können noch manche andere kleine Stücke kommen. Diese bei Stegocephalen vorkommenden Zustände zeigen ihre Entstehung an die Ossification geknüpft, und lassen einen hohen Ausbildungsgrad der Knorpelanlage voraussetzen, von der im Innern noch Reste mit solchen der Chorda dorsalis bestanden haben mögen. Wir werden daher in der Rhachitomie nicht sowohl einen niederen, erst zum Aufbau von Wirbelkörpern führenden Zustand, sondern vielmehr nur jenen besonderen Weg der Verknöcherung ausgedrückt sehen, die einen knorpelig bereits vollkommenen Wirbelkörper betraf.

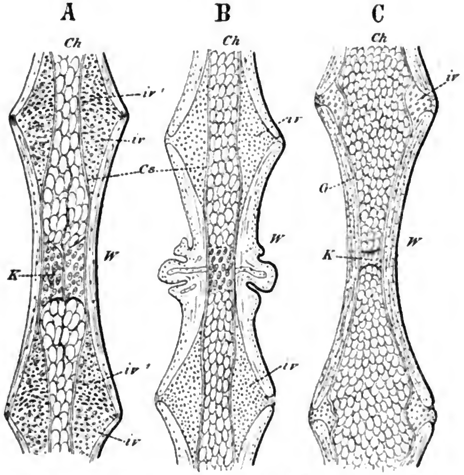
Eine andere Form, die **embolomere**, zeigt den Wirbelkörper nicht aus einzelnen segmentalen Theilen, sondern aus mehr oder weniger ossificirten Scheiben zusammengesetzt, deren je zwei je einem Bogen entsprechen. Damit wird an bei Elasmobranchiern, auch bei Ganoiden (Amia) gegebene Zustände erinnert, welche den Körper des Wirbels noch nicht der in den Bogen ausgesprochenen Metamerie folgen ließ. Es wird also hierin ein niederer Befund ausgesprochen zu erachten sein. Gegen diese, bei Stegocephalen gegebenen, sehr weit von einander abstehenden Zustände bieten die lebenden Amphibien eine größere Einfachheit, und wie sie selbst gegen jene nur spärliche, in Reduction befindliche Reste des großen Thierstammes darstellen, so ist auch der Aufbau ihrer Wirbelsäule im Ganzen gleichartig, und es lässt sich der Process der Wirbelbildung von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus übersehen.

Der Bau der Wirbelsäule der lebenden *Amphibien* verbindet sich mit jenem der Fische durch die bei Lepidosteus erwähnten Verhältnisse, die uns lehren, dass eine Ausdehnung des Knorpels der Bogen über die erste Anlage des Wirbels um die Chorda, an dieser Eingriffe entstehen lässt. So bildet sich auch bei Amphibien eine knorpelige Anlage um die Chorda, wo sie zuerst in den oberen Bogen auftritt; von da aus wird die Chorda allmählich von Knorpelgewebe umwachsen, durch *intervertebrale* Wucherungen des Knorpels eingeschnürt und bei vielen schließlich an dieser Stelle zerstört. Bei den meisten erhält sie sich zwischen den intervertebralen, zu Grunde gegangenen Abschnitten, somit in Mitte des Wirbelkörpers, was wir als *vertebrale Persistenz* bezeichnen wollen. Dieses Verhalten bieten im Allgemeinen die Wirbel der *Anuren*. Aus dem intervertebralen Knorpel gehen mit dem Auftreten von Gelenkflächen zwischen den Wirbelkörpern die Gelenkenden der letzteren hervor, welche eine procöle Form besitzen. Nur unvollständig sind diese Intervertebralgelenke bei den Urodelen, deren Wirbelkörper z. B. bei Salamandrinen (auch bei Pipa) opisthocöl sind.

Die bei den meisten Anuren noch vollständige Knorpelumlagerung der Chorda ändert sich bei den *Urodelen* dahin, dass sie sich mehr und mehr intervertebral entfaltet, und *außer Zusammenhang mit der Stelle tritt, an welcher die erste Bogenbildung aufgetreten war.* Bei manchen Urodelen ergiebt sich noch jener Zusammenhang, so dass der Knorpel continuirlich die Chorda überzieht, und nur intervertebrale Verstärkungen bietet (Siredon, Menopoma). Bei anderen geht die Continuität vertebral verloren. *Dann kommt es zu einer scheinbar selbständigen*

Anlage des intervertebralen Knorpels. Die gestreckte Gestalt des in die Länge wachsenden Wirbelkörpers hat an dieser Erscheinung einen bedeutenden Antheil, da sie das Material zur intervertebralen Knorpelbildung dem Bogen entführt. Noch umfänglich bei Salamandrinen (Fig. 130 *A*), nimmt der intervertebrale Knorpel schon bei anderen Urodelen ab, und setzt eine nur geringe Einschnürung der Chorda

Fig. 130.



Längsschnitte von Amphibienwirbeln. *A* Triton cristatus. *B* Siredon pisciformis. *C* Coecilia lumbricoides. *W* Wirbelkörper. *K* verknorpelte Chorda. *ir*, *ir*[1] Intervertebralknorpel. *Cs*, *G* Chordascheide. Vergr.

(Fig. 130 *B*) (Siredon), die bei fernerer Minderung des Knorpels sogar fehlen kann, oder es entsteht eine intervertebrale Volumzunahme der Chorda (Menobranchus). Am meisten ist die Rückbildung des Knorpels bei *Gymnophionen* erfolgt (Fig. 130 *C*). Durch das intervertebrale Chordawachsthum, und den mehr noch durch Knochengewebe besorgten Aufbau des Wirbels wird dem Körper eine Ähnlichkeit mit Teleostierwirbeln zu Theil, aber diese Ähnlichkeit ist eine erst bei den Urodelen erworbene, und der intervertebrale Knorpel giebt auch in seinen letzten Resten noch Zeugnis für die Herkunft von einem ganz anderen Zustande. Die Betheiligung der Chorda am Wirbel zeigt sich auch in einer geweblichen Veränderung, *indem aus den Chordazellen Knorpelzellen entstehen.* Das geschieht in der Mitte der Länge eines Wirbels (Fig. 130 *K*) bei Urodelen und Gymnophionen, fehlt den Anuren, die auch darin einen niederen Befund zeigen. Dass

aus jener Thatsache ein Beweis gegen die exclusive Genese des Knorpelgewebes aus dem Mesoderm besteht, sei besonders hervorgehoben.

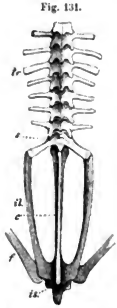
An dem innerhalb der lebenden Amphibien sich darstellenden Gang der Differenzirung der Wirbel kann bei den untergegangenen Formen in so fern ein Anschluss erkannt werden, als hier sehr tiefstehende Einrichtungen sich ergeben. Wenn wir auch, bei der Nichterhaltung unverkalkter knorpeliger Theile, nicht Alles was durch die Chorda eingenommen sich darstellt (so z. B. die das Innere der Wirbelkörper von Branchiosaurus durchziehende, scheinbar einem Chordastrange entsprechende Masse), als nur der Chorda angehörig ansehen dürfen, so ist doch in dem Bestande *knöcherner* Theile ein allmählicher Aufbau des knöchernen Wirbels zu ersehen. Ein *knöcherner Wirbelkörper* beginnt bei den *Stegocephalen* mit der Bildung einer dünnen Hülse, während die oberen Bogen völlig ossificirt sind (*Leptospondyli*). In einer anderen Gruppe treten Anklänge an die Halbwirbel fossiler Ganoiden auf. Mit dem oberen Bogen im Zusammenhange wird ein dorsaler Theil des Wirbelkörpers dargestellt, während ein ventraler dem ersteren abgeschrägt angeschlossen mit seiner Concavität Weichtheile (Chorda und wohl auch Knorpel) umschlossen hielt. Zu diesem *Hypocentrum* kommt nach hinten zu ein paariges Stück als *Pleurocentrum*, und bei manchen sind noch andere kleinere Knochentheile am Wirbelkörper vorhanden, denen man gleichfalls besondere Namen gab. Da das Hypocentrum am Schwanze mit den unteren Bogen zusammenhängt (Archegosaurus) schließt sich die Bildung noch mehr an jene der Ganoiden an. Jedenfalls hat bei diesen *Temnospondyli* die Ossification des Wirbelkörpers von verschiedenen Stellen her eingesetzt, und es wird wahrscheinlich, dass die einzelnen Stücke durch Knorpel verbunden waren, so dass ein knorpeliger Zustand des Wirbelkörpers perichordal bestand. Ein Zusammenschluss jener discreten Knochentheile führt zu einheitlichen Wirbelkörpern (*Stereospondyli*), welche mehr oder minder amphicöl, auch wohl in der Mitte durchbrochen sich darstellten (Labyrinthodonten). Ein solcher Aufbau des Wirbelkörpers, wie er zuletzt geschildert, dürfte das Ergebnis divergenter Entwickelung sein, und war schwerlich in der Vorfahrenreihe der uns lebend erhaltenen Amphibien realisirt, in welche die Leptospondylier unter den Stegocephalen viel eher sich einfügen. Jedenfalls entbehrt die Vergleichung temnospondyler Zustände mit den bei lebenden Formen bekannten Verhältnissen des sicheren Beweises.

Von den Bogen kommen nur die oberen der ganzen Wirbelsäule zu, während untere nur am Schwanztheile derselben zur Anlage gelangen. Es scheint für den Rumpf das Material unterer Bogen sich nicht mehr discret zu erhalten, da subchordal im skeletoblastischen Gewebe jedem Wirbel eine einheitliche Knorpelschicht zugetheilt wird, doch ist zweifelhaft, ob dieses erst spät auftretende Gewebe auf untere Bogen zu beziehen ist. Dagegen bilden die unteren Bogen am Schwanze einen Caudalcanal umschließende, in einen kurzen Dornfortsatz verlaufende Stücke (Hämapophysen), welche intervertebral den Körpern sich anschließen. An den durch geringe Ausbildung von Dornfortsätzen ausgezeichneten oberen Bogen wird durch die Entstehung von *Gelenkfortsätzen* (Zygapophysen) eine höhere Stufe der

Differenzirung bezeichnet, für welche die bei Teleostiern vorhandene Einrichtung nur als eine Vorstufe gelten kann. Denn bei den Amphibien schließen diese paarigen Fortsätze mit überknorpelten Gelenkflächen an einander, derart, dass die hinteren eines Wirbels die je vorderen des nächsten Wirbels überlagern. Doch kommen in dem Ausbildungsgrade dieser Articulation, wie in jener der Fortsätze selbst zahlreiche Verschiedenheiten vor, und in vielen Fällen sind es nur Articulationsflächen der Bogen, die eine Andeutung von Zygapophysen geben. Von den Bogen geht auch eine seitliche Fortsatzbildung aus, welche mit Rippenbildungen in Zusammenhang steht. Wir lassen die Deutung dieser Verhältnisse hier offen und kommen später darauf zurück.

Diese Fortsätze zeigen sich bei den *Urodelen* an ihrer Basis von einem, zuweilen nur blind geendigten Canale durchbohrt, dessen Entstehung nicht bloß aus einer Umwachsung eines hier durchtretenden Gefäßes u. dergl. erklärt werden kann, so dass man daran denken darf, es seien hier zweierlei Bildungen in Vereinigung. Die Vergleichung mit den auch in manchen anderen Punkten zu Amphibien Beziehungen besitzenden Crossopterygiern könnte jene Fortsätze hierher rechnen lassen. Eine sichere Begründung hierfür ist jedoch nach dem gegenwärtigen Stande unserer Erfahrungen nicht zu geben, und dürfte auch von der Ontogenese kaum zu erwarten sein. Zuweilen erlangen einige eine bedeutende Länge (Pipa, Fig. 132 *pc*). Bei den Anuren sind diese Fortsätze meist sehr ansehnlich. Sie entbehren aber meist der Durchbohrung. Am ersten Wirbel pflegen sie zu fehlen, sind aber noch am Schwanze, wenn auch schwächer ausgeprägt. Von den Wirbeln des Rumpfes entspricht der erste einem *Atlas*, da er die Condyli occipitales aufnimmt. Er ist bei den Urodelen durch einen vorderen Fortsatz seines Körpers ausgezeichnet, welcher zwischen jene Condylen ragt. Er repräsentirt einen Halsabschnitt der Wirbelsäule.

Fig. 131.

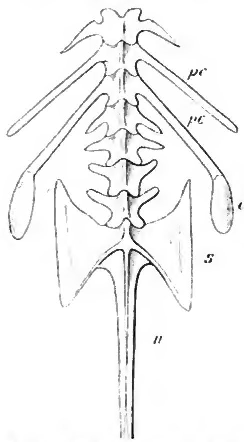


Wirbelsäule und Becken von Rana esculenta. *tr* Wirbelfortsätze. *s* Sacrum. *c* Urostyl. *il* Ilium *is* Ichium. *f* Femur.

Die *Theilung der übrigen Wirbelsäule in größere Abschnitte* hat bei den Amphibien einen bedeutenden Fortschritt vollzogen, indem die beiden, schon bei Fischen als Rumpf und Schwanztheil unterschiedenen Abschnitte, durch die Anfügung des Beckengürtels an einen Wirbel, der damit zum *Sacralwirbel* wird, eine präcise Trennung erfahren. Aus Rumpf-, Sacral- und Schwanzabschnitt setzt sich jetzt die gesammte Wirbelsäule zusammen. Die durch Verbindung mit dem Ilium entstehende Sonderung eines Sacralwirbels erscheint successive. Bei den Urodelen ist es einer jener rippenartigen Skelettheile, durch welchen das Ilium anfänglich nur durch ein Ligament Anschluss an die Wirbelsäule gewinnt (Menobranchus, Proteus). Bei anderen fügt sich das Ilium direct an die Rippe (Salamandrinen), aber fester gestaltet sich der Anschluss mit der directen Anfügung an den lateralen Fortsatz des Wirbels selbst (Anuren). Erst dann zeigt sich der letztere in Sonderung von den vorhergehenden

Wirbeln (Rana, Fig. 131), und sein Lateralfortsatz verbreitert sich terminal in eine Platte (Hyla, Bufo, Pelobates), welche sogar zu bedeutendem Umfang gelangen kann (Pipa, Fig. 132 *s*). Somit wird durch die Hintergliedmaße die Wirbelsäule beeinflusst, indem sie dem Becken eine Stütze abgiebt, und daraus entspringt für die Gliedmaße selbst wieder eine Steigerung ihrer Leistungen.

Fig. 132.



Wirbelsäule von Pipa americana, von der dorsalen Seite. *pc* Processus lateralis. *c* rippenähnlicher Anhang. *s* Sacralwirbel. *u* Urostyl.

Die Function der Hintergliedmaße führt bei den *Anuren* durch ihre Ausbildung zu Springbeinen *den ganzen Caudalabschnitt der Wirbelsäule zu ihrer bedeutsamen Umgestaltung.* Der Schwanz der Urodelen ist noch Locomotionsorgan des Körpers und auch bei den Larven der Anuren fungirt er in dieser an die Fische erinnernden Weise. Seine Wirbelsäule bietet aber nur eine den Urodelen gegenüber bedeutende Verminderung der Wirbelanlagen um die durch die ganze Schwanzlänge sich erstreckende Chorda, und man darf annehmen, dass in diesem Zustande bereits eine Rückbildung zum Ausdruck gelangt. Von den caudalen Wirbelanlagen kommen die vordersten zur Ausbildung, und für die übrigen bildet sich subchordal ein mit den ersten Caudalwirbeln verschmelzendes Knochenstück auf knorpeliger Grundlage aus, und erscheint schließlich als langes, dolchförmiges Gebilde (Fig. 132 *u*), welches bis jetzt ohne vermittelnde Übergangszustände besteht.

Es wird als *Urostyl* (*Steißbein*, Os coccygis) bezeichnet (Fig. 131 *c* und Fig. 132 *u*). Somit ist der ganze Caudaltheil der Wirbelsäule zu diesem einen Knochen reducirt, welcher mit dem Sacralwirbel in Articulation steht, zuweilen auch mit ihm synostosirt (Aglossa). Von den in diesen Knochen übergegangenen Wirbelanlagen erhalten sich nicht selten auch noch die Seitenfortsätze (Bombinator, Discoglossus, Alytes), und stets die entsprechenden Foramina intervertebralia.

Mit dieser den ganzen Körper beeinflussenden Umgestaltung darf auch die Reduction der Zahl der präsacralen Wirbel in Connex stehend betrachtet werden, welche bei den Anuren waltet. Ob sie aus einer Wanderung der Iliosacralverbindung nach vorn zu entsprang, wie es wahrscheinlich ist, bleibt noch offene Frage, da vermittelnde Zustände unbekannt sind. Bei der Mehrzahl der Anuren sind 8 präsacrale Wirbel vorhanden, nur 7 bei den Aglossa. Da aber in beiden Fällen die Spinalnervenzahl gleich bleibt, kann es sich um die Reduction des ersten Wirbels handeln (v. Ihering).

Als causales Moment für die *vertebrale Erhaltung* der Chorda dürfte die frühzeitige *Verkalkung* des Knorpels an den bezüglichen Abschnitten anzusehen sein (Anuren), und bei vertebraler Reduction des Knorpels kommt der Bildung von Knochenlamellen, welche den knöchernen Wirbelkörper herstellen, dieselbe die Chorda conservirende Bedeutung zu. Es sind also in beiden Fällen von der Umgebung der Chorda her wirkende Einrichtungen, woraus jene Eigenthümlichkeit entspringt.

Das bei den Gymnophionen und Urodelen aus dem in Mitte des Wirbelkörpers gelegenen Chordaabschnitte entstehende *Knorpelgewebe* geht von der Peripherie der Chorda aus, so dass die Achse dieses verknorpelten Abschnittes noch von einem Strange langgezogener Chordazellen durchzogen wird. In Fig. 130 *A* ist dieses Verhalten deutlich sichtbar.

Von der bei den ungeschwänzten Amphibien vorkommenden Bildung eines perichordalen Knorpelrohrs machen, wie DUGÈS zuerst fand, Einige eine Ausnahme, indem der Knorpel von den Bogenanlagen aus nur über der Chorda zu einer continuirlichen Schicht sich vereint und unten um die Chorda herum in Bindegewebe übergeht. Die Chorda wird so vom Eintritt in die Wirbelkörper ausgeschlossen, und nur die Anlage des Urostyls erfolgt unterhalb der Chorda. Diese *epichordale* Wirbelentwickelung bieten Pelobates, Cultripes, Bombinator, Pipa, Hyla u. a. Dass dabei die skeletoblastische Gewebsschicht noch die Chorda auch ventral umfasst, und bei Reduction der Chorda mit deren Resten den Wirbeln sich anfügt, ändert wenig an der Hauptsache jenes Befundes, welcher immer die Chorda von dem Wirbel ausschließt und demgemäß auch die Erhaltung vertebraler Chordareste, wie sie den übrigen Anuren zukommen, verbietet. Es besteht somit ein Recht, diese Befunde von den anderen zu unterscheiden, und den gegen meine Bezeichnung erhobenen Einwand halte ich für grundlos.

Die bei Urodelen sich ausbildende *opisthocöle* Form des Wirbelkörpers erhält sich auch bei manchen Anuren (Bombinator, Alytes, Discoglossus, Pipa u. a.).

Die Querfortsätze der Amphibienwirbel bieten für ihre Beurtheilung mehrfache Schwierigkeiten, auch in ihren Beziehungen zu Rippenbildungen. Da sie bei manchen Urodelen an ihrer Wurzel von einem Foramen transversarium durchbrochen sind, somit Verhältnisse darbieten, wie wir sie in den höheren Abtheilungen an der vertebralen Verbindung der Rippen finden, so hat es den Anschein, als ob hier die Querfortsätze indifferente Gebilde seien, welche die bei anderen discret gewordenen Theile zusammenfassen. Bei den Rippen werden wir auf diese Verhältnisse näher eingehen. Jedenfalls liegen bei den Anuren andere Zustände vor als bei den Urodelen, bei denen sicher größere Veränderungen bestehen.

Die Summe der Wirbel beläuft sich bei den Gymnophionen auf 230, davon nur wenige einem Schwanztheil zukommen. Auch bei Siren ist sie noch bedeutend (99). Bei Amphiuma sind 75, Proteus 58, Salamandra 42 gezählt. Siren und Amphiuma ausgenommen, trifft der größere Antheil an diesen Zahlen die Caudalregion. Die größte Rückbildung zeigt sich bei den Anuren, deren bereits gedacht ist. Bei der Minderung nehmen wir die Reduction als eine terminale an.

In dem Verhalten des oben als *Atlas* bezeichneten ersten Wirbels ergiebt sich bei Urodelen ein Befund, welcher zu verschiedenen Auffassungen geführt hat. Der oben erwähnte Vorsprung seines Körpers wird von der Chorda durchsetzt, welche in Chordaknorpel sich umbildet und äußerlich noch eine Spur von einer intervertebralen Knorpellage besitzt (STÖHR, Urodelenschädel, op. cit.). Dadurch gewinnt es den Anschein, als ob hier vor dem Atlas noch ein Wirbelkörper sich anlege, man hat ihn als »Zahnfortsatz« angesprochen und den Atlas selbst als eigentlich zweiten Halswirbel gedeutet (Epistropheus), und sogar einen hypothetischen Bogen — von

einem solchen ist nichts beobachtet — mit dem Cranium sich verschmelzen lassen. Gehen wir nun von den durch STÖHR sehr klargelegten Thatsachen aus, so ist der Chordaknorpel jenes Fortsatzes nicht anders *als zum realen ersten Wirbel gehörig* anzusehen. Jener erste Wirbel besitzt keinen anderen Chordaknorpel, als diesen nur cranialwärts verlängerten. Da nun der Chordaknorpel immer im Wirbelkörper, in dessen Mitte beginnend, entsteht, kann gar kein Zweifel sein, dass es sich um den ersten Wirbelkörper handelt, so weit der Chordaknorpel sich erstreckt. Bezüglich des intervertebralen Knorpelrestes ist nun zu erinnern, dass damit nur eine Wirbelkörpergrenze bezeichnet wird und nicht ein Wirbelkörper. Es ist der noch dem Bestande des ersten Wirbels zugehörige Rest eines Intervertebralknorpels, über welchen hinaus der demselben Wirbel zukommende Chordaknorpel sich entfaltet hat. Das Letztere ist das einzige von anderen Wirbelbildungen der Urodelen differirende Moment, denn es liegt an dem sogenannten »Zahnfortsatz« sonst gar nichts vor, wodurch ein Anspruch auf die Deutung eines selbständigen Wirbels zu begründen wäre, wie er denn auch vom richtigen Atlas aus ossificirt (vergl. STÖHR, op. cit. Fig. 26).

Schwieriger als die eben verhandelte, auch durch die Berücksichtigung der ersten Spinalnerven in dem gegebenen Sinne zu beurtheilende Frage ist das allgemeine Verhalten der ersten Wirbel der Amphibien zum Cranium und zu den ersten Wirbeln der Amnioten. Die Occipitalregion des Amphibiencraniums enthält phylogenetisch eine beschränktere Metamerenzahl, als jene der Amnioten, da bei diesen noch Spinalnerven von ihm umfasst sind, die bei jenen noch nicht dem Cranium zukommen, vielmehr auch in ihrem Austritte noch Spinalnerven sind. Ist diese Auffassung begründet, so sind die ersten Wirbel der Amphibien jenen der Amnioten nicht homodynam, und die Bezeichnung des ersten Wirbels als »Atlas« wäre nur in physiologischem Sinne zu nehmen. Bis jetzt fehlen uns noch die Erfahrungen, um etwas Entscheidendes über diesen Punkt festzustellen, es darf aber hier nicht gänzlich übergangen sein.

Gegen das Ende der Schwanzwirbelsäule nehmen bei *Urodelen* die Wirbel einen indifferenten Charakter an und gehen in ein continuirliches Knorpelstück über. Dieser bei Triton, auch bei Pleurodeles bestehende »Knorpelstab« deutet auf Verhältnisse, welche wohl in weiterer Fortsetzung bei den Vorfahren der Anuren die von den letzteren oben dargestellten Einrichtungen darstellten.

Über den ersten Nachweis der Persistenz der Chorda dorsalis bei Anuren sowie über die Bildung der Wirbelkörper vergl. GEGENBAUR, Über Bau und Entw. der Wirbelsäule bei Amphibien. Abhandl. der Naturforsch. Gesellschaft zu Halle. Bd. VI. 1861. Derselbe, Untersuchungen z. vergl. Anat. der Wirbelsäule. Leipzig 1862. P. FRAISSE, Zur Anat. v. Pleurodeles Waltlii. Arb. zool. Inst. Würzb. Bd. V. v. IHERING, Über die Wirbelsäule von Pipa. Morph. Jahrb. Bd. VI. CREDNER, Stegocephalen (op. cit.). G. MIVART, On the axial Skeleton of the Urodela. Proceed. Zool. Soc. 1870. A. GOETTE, Unke (op. cit.) und Beitr. z. vergl. Morph. des Skeletsystems der Wirbelthiere. II. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XVI. H. ADOLPHI, Die Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsäule der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XIX. C. HASSE, Die Entwickelung der Wirbelsäule v. Triton taeniatus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII. Suppl. C. PETER, D. Wirbelsäule d. Gymnophionen. Diss. Freiburg 1894.

§ 90.

Der bei den lebenden Amphibien in eine einseitige Richtung übergegangene Process der Wirbelbildung knüpft bei den Sauropsiden an die dort als niedere

Zustände aufgefassten Befunde an, in welchen dem von den Bogen aus um die Chorda entstehenden Knorpel ein bedeutender Antheil am Aufbau des Wirbels wird. In der knorpeligen Anlage empfängt der Wirbel einen großen Theil seiner späteren Gestaltung. Dabei kommt es zu einer intervertebralen Einschnürung der Chorda, so dass diese letztere, wie wir es bei Lepidostens und bei den anuren Amphibien trafen, sich vertebral längere Zeit erhält, doch geht schließlich die ganze Chorda zu Grunde. Nur die *Ascalaboten* und *Sphenodon*, deren Rückgrat von der Chorda durchsetzt wird, haben in dieser Hinsicht ein primitiveres Verhalten bewahrt, und die Chorda bietet hier intervertebral eine bedeutendere Mächtigkeit, wodurch der Wirbelkörper eine amphicöle Gestalt erhält, welche auch vielen fossilen Sauriern zukommt.

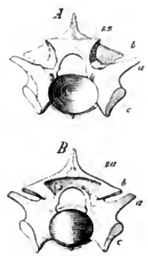
Die Trennung der continuirlichen Anlage in einzelne Wirbelkörper geschieht bei *Lacertiliern* und *Schlangen* durch die Sonderung des Intervertebralknorpels in einen hinteren Gelenkkopf und eine vordere Pfanne (Procöl). Dadurch schließen sich diese enger an die Amphibien an, aber es erfolgt hier alsbald eine vollständige Gelenkbildung. Auch die *Schildkröten* bieten ähnliches Verhalten, doch zeigt sich die Kopf- und Pfannenbildung sehr variabel und an den mit dem Rückenschilde verbundenen Wirbeln wird sie gar nicht ausgeführt. Bei den *Crocodilen* und *Vögeln* werden die zwischen den Wirbelkörpern liegenden Knorpelpartien der Anlage des Rückgrats zu einem besonderen Apparate verwendet. Entweder bleibt der Knorpel mit unwesentlichen Veränderungen bestehen, wie bei den *Crocodilen*, oder er bildet besondere von den Wirbelkörpern durch Gelenkhöhlen geschiedene Zwischenknorpel, welche mit den Wirbelkörpern zwar in unmittelbarem Contact, aber nur durch ein zwischen den Wirbeln ziehendes Band in Continuitätsverbindung sind. Das letztere Verhältnis ist bei den Crocodilen nur in Andeutung zu finden, bei den *Vögeln* dagegen an den nicht verschmolzenen Wirbeln (am Halstheile) vollständiger ausgeprägt. Unter Reduction dieser Zwischenknorpel (Menisci) kommt es auch zu vollständiger Berührung beider Gelenkflächen der Wirbelkörper. Mit dieser Einrichtung geht nur selten eine plane Gestaltung der Gelenkstücke einher. Bei den Crocodilen bildet sich mehr oder minder vollständig eine procöle Form aus, nachdem deren fossile Vorfahren (Teleosaurier) amphicöle Wirbel, wie auch viele andere fossile Saurier, besaßen. Den *Vögeln* kommen sattelförmige Gelenkflächen zu, aber auch dieser Zustand ist aus dem amphicölen hervorgegangen, welchen nicht bloß die Saururen (an Hals- und Rumpfwirbeln), sondern auch den lebenden viel näher stehende Formen besaßen (Ichthyornis, Marsh).

Die Ossification der knorpeligen Wirbelsäule ergreift Bogen und Wirbelkörper getrennt, beide bleiben bei Crocodilen und Schildkröten lange Zeit von einander gesondert, was mit dem lange fortwährenden Körperwachsthum im Zusammenhange steht. Bei den sehr frühe ihre definitive Größe erreichenden Vögeln tritt dem entsprechend eine baldige Verschmelzung ein.

Für die übrige Gestaltung der Wirbel ergeben sich die paarigen und unpaaren Fortsatzbildungen in überaus mannigfaltiger Weise und zum größten Theil von

dem Verhalten der Rippen nach den Regionen des Körpers beherrscht. Allgemein bestehen von den oberen Bogen ausgehende *Gelenkfortsätze*, die meist eine bedeutendere Ausprägung als jene vieler Amphibien besitzen. Von den oberen Bogen erstrecken sie sich zu den nächst vorderen und hinteren Wirbeln. Sie sind sehr entwickelt an der Halswirbelsäule der Schildkröten. Zu diesen Articulationen der Wirbelbogen kommen bei manchen Lacertiliern (Iguana) noch andere, welche bei den Schlangen allgemein verbreitet sind. Die zwischen den Zygapophysen befindlichen Strecken der Wirbelbogen sind in intervertebralen Contact gerathen, und diese Strecke bildet je vorn an den Wirbeln sich in zwei laterale Zacken aus (Zygosphen, OWEN). Mit diesen senkt sich der Vorsprung (Fig. 133) in eine seiner Form entsprechende Vertiefung am nächst vorhergehenden Wirbel (Zygantrum) und articulirt eben da mit seitlichen Gelenkflächen. Die Einrichtung vermag Bewegungen der Wirbelsäule in vertikaler und dorsaler Richtung zu hemmen.

Fig. 133.



A vordere. *B* hintere Fläche eines Wirbels von Python. *a*, *b* Zygapophysen. *c* Rippengelenk. *zs* Zygosphen. *za* Zygantrum.

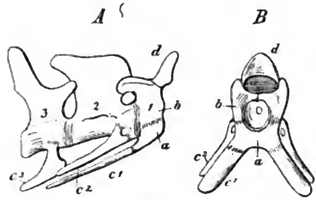
Dornfortsätze dieser Bogen finden sich meist in verschiedenem Maße, besonders an den Rumpfwirbeln, bei den Crocodilen und vielen Lacertiliern auch an den Schwanzwirbeln; bei den Schildkröten gehen sie in die medianen Knochenplatten der Rückenschilder über. *Querfortsätze* der Wirbel nehmen entweder vom Körper selbst, oder doch dicht an diesem ihren Ursprung. Sie sind an der Rumpf- und Schwanzwirbelsäule der Crocodile ansehnlich entfaltet. Hinsichtlich der Schildkröten, wo die Costalplatten zur Bildung des Rückenschildes beitragen, ward schon beim Hautskelet (S. 173) berichtet (siehe auch bei den Rippen).

So wird schon durch das differente Verhalten der Wirbelfortsätze ein Unterschied der Regionen an der Wirbelsäule hervorgerufen und noch mehr kommen diese durch ihre Beziehungen zu den Rippen zum Ausdruck. Ein bei den Amphibien noch nicht unterscheidbarer Halsabschnitt ist auch bei den *Reptilien* noch nicht streng vom Rumpfe geschieden, da der jenem entsprechende Wirbelcomplex gleichfalls noch Rippen trägt. Aber wenn diese auch successive in jene des Rumpfes übergehen, so kommt doch in ihrer geringeren Ausbildung am ersten Abschnitte der Wirbelsäule ein Kriterium jener Region zu Stande.

Wie bereits bei den Fischen in den ersten Wirbeln manche Verschiedenheiten von den folgenden sich ergeben, durch die Nachbarschaft des Craniums bedingt, so ward auch bei den Amphibien am ersten Halswirbel eine Veränderung vollzogen, die ihn zum *Atlas* stempelte, die aber aus einer ganz bestimmten Beziehung zum Cranium entsprang. Die von dem letzteren erworbene Articulation mit der Wirbelsäule lässt auch bei den Sauropsiden den ersten Wirbel sich umgestalten und zieht noch den zweiten in Mitleidenschaft. Er wird zum *Epistropheus*, indem sein Körper

mit jenem des Atlas fester zusammenschließt, und sich (bei Vögeln) sogar synostotisch verbindet. Dieser Theil bildet dann den Zahnfortsatz (*Processus odontoides*) des Epistropheus. Vom Atlas selbst bleiben die beiden Bogenhälften gesondert, werden ventral unterhalb des Zahnfortsatzes durch ein besonderes Stück (Fig. 134), welches vielleicht aus einer Hypophyse entstand, in Verbindung gebracht. Bei den Schlangen und Vögeln synostosiren diese Theile, bei Lacertiliern, Schildkröten und Crocodilen erhalten sie sich discret, und bei den letzteren wie auch bei Sphenodon fügt sich vor die seitlichen Bogenstücke zwischen ihnen und dem Cranium noch ein viertes, mehr oder minder bogenförmiges Stück an (Fig. 134 *d*), welches als *Proatlas* gedeutet wurde, und über welches sehr verschiedene Meinungen bestehen, aus denen nur das hervorgeht, dass die Behauptung, es läge hier der Rest eines untergegangenen Wirbels vor, noch keineswegs sicher begründet ist. — Zur Aufnahme des occipitalen Gelenkkopfes bildet in allen Fällen der Processus odontoides den Grund einer Pfanne, welche durch Concavitäten der Bogenstücke des Atlas ergänzt wird.

Fig. 134.



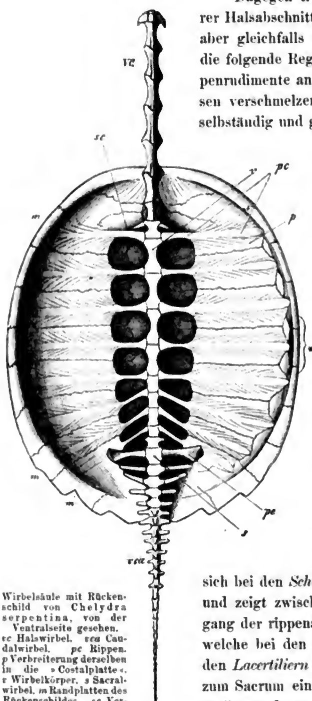
Die vordersten Halswirbel von Alligator lucius. *1, 2, 3* Wirbel. *a* ventraler, *b* lateraler Theil des Atlas. *d* Schlussstück. c^1, c^2, c^3 Rippen. 1/1.

Bei den *Sauriern* ergiebt sich in der Sonderung einer Halsregion eine sehr bedeutende Mannigfaltigkeit, indem dafür bald nur eine sehr geringe Zahl (Ichthyosaurier) bald eine größere beansprucht werden kann, während bei anderen die Zahl von (7) 8—10 schwankt, wofür Sphenodon und die Lacertilier Beispiele bieten, denen auch die Crocodile sich anreihen. Während aber bei diesen Allen direct ein successiver Übergang zu der folgenden Region besteht, tritt bei den *Schildkröten* die Halswirbelsäule in schärferer Sonderung hervor (Fig. 135 *w*), nicht bloß durch die Verlängerung der Körper, sondern auch durch die geringe Ausprägung von rippenartigen Fortsätzen, welche mit wenigen Ausnahmen nur durch ihre selbständige Ossification erkennbar sind.

Hält sich die Zahl der dem Halse zukommenden Wirbel bei den vorgeführten Reptilien, denen noch manche fossile Abtheilung beigezählt werden kann (Dinosaurier, Pterosaurier), bei aller Schwankung in einem engen Rahmen, so wird dieser von anderen Sauriern bedeutend überschritten (Sauropterygier) und es erscheint ein mit einer großen Wirbelzahl ausgestatteter Halsabschnitt. *Diese Verhältnisse werden beherrscht von der vorderen Gliedmaße*, deren mindere oder bedeutendere Entfernung vom Kopfe, den vordersten Abschnitt des Rumpfes als Hals frei werden, und auch unter Umgestaltungen im Muskelsystem zu Gunsten größerer Beweglichkeit des Kopfes den Rippenbesatz jenes Abschnittes in verschiedenem

Maße der Rückbildung anheimfallen lässt. Das beweisen auch die *Amphisbänen* und die *Schlangen*, welchen mit dem Verluste der Vordergliedmaßen jene Sonderung nicht mehr zu Theil wird.

Fig. 135.



Wirbelsäule mit Rückenschild von Chelydra serpentina, von der Ventralseite gesehen. *vc* Halswirbel. *vca* Caudalwirbel. *pc* Rippen. *p* Verbreiterung derselben in die »Costalplatte«. *v* Wirbelkörper. *s* Sacralwirbel. *m* Randplatten des Rückenschildes. *sc* Verbindungsstelle der Scapula. * Verbindungsstelle mit dem Plastron.

Dagegen tritt bei den *Vögeln* wieder ein längerer Halsabschnitt der Wirbelsäule auf, an welchem aber gleichfalls noch ein allmählicher Übergang in die folgende Region stattfindet. Denn während Rippenrudimente an den vorderen Halswirbeln mit diesen verschmelzen, halten sie sich an den hinteren selbständig und gehen zuletzt in umfängliche Gebilde über. Wie bei den Schildkröten bleiben auch bei den Vögeln die Dornfortsätze unterdrückt und fördern damit die Beweglichkeit des Halses.

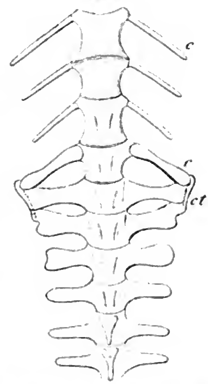
Eine Eigenthümlichkeit der Halswirbel (wenn auch nicht aller) besteht bei *Lacertiliern* in dem Vorkommen medianer unterer Fortsätze (*Hypapophysen*, OWEN), der Wirbelkörper, irrig als untere Dornfortsätze gedeutet. Es sind secundäre Anpassungen an die Muskulatur, welche auch auf den folgenden Abschnitt sich fortsetzen können, und ähnlich auch bei *Crocodilen* und *Schlangen*, nur an wenigen Wirbeln bei *Vögeln* vorkommen.

Der dem Halstheile folgende Abschnitt des Rumpfes verhält sich bei den *Schildkröten* bis zum Sacrum einheitlich, und zeigt zwischen je zwei Wirbelkörpern den Abgang der rippenartigen Fortsätze (Fig. 132 *pc*), über welche bei den Rippen noch zu berichten ist. Bei den *Lacertiliern* wird im Allgemeinen gleichfalls bis zum Sacrum ein mehr gleichartiges Verhalten angetroffen und nur durch die Ausbildung der Rippen wird ein vorderer, *thoracaler* Abschnitt von einem *hinteren lumbalen* unterscheidbar. Doch tritt schon unter den Lacertiliern ein Schwund der letzten Rippen auf, und bei den Crocodilen ist ein größerer Abschnitt der Wirbelsäule durch jenen Mangel als Lumbaltheil gekennzeichnet, ebenso aber auch durch die Ausbildung der mächtigen

Seitenfortsätze, welche schon in der Thoracalregion als rippentragende Theile der Wirbel an Umfang gewannen. Eine Auszeichnung wird den vorderen Thoracalwirbeln durch Hypapophysen bei *Crocodilen* und *Vögeln*, bei letzteren an jene der Halsregion im Anschluss stehend.

Die im Ganzen an der Rumpfwirbelsäule bestehende Gleichförmigkeit findet ein Ende am *Sacraltheile*. Der schon bei Amphibien gewonnene Anschluss der Hintergliedmaße mittels des Beckengürtels ruft hier größere Veränderungen hervor, und so kommt wieder von außen her, durch die Gliedmaße, eine Einwirkung auf das Achsenskelet zu Stande. War es bei Amphibien nur ein einziger Wirbel, der das Sacrum vorstellte, so wird bei den Sauropsiden allmählich eine größere Zahl in jenen Bereich gezogen. Dieser Vorgang beginnt unscheinbar bei *Lacertiliern*. Wir sehen da gleichfalls häufig nur einen Wirbel in sacraler Bedeutung, mit verstärktem seitlichem Fortsatze dem Ilium eine Stütze bietend. Aber ein zweiter Wirbel schließt sich diesem Verhalten an, und die geringere Stärke seines Fortsatzes kann bezeugen, dass er noch nicht völlig in jene neue Function trat (vergl. Fig. 136). Auch bei Schildkröten ist ein solcher Befund nicht selten (vergl. Fig. 135 *s*), und vom vorhergehenden Wirbel schlägt der entsprechende Fortsatz ebenfalls die Richtung zur Verbindung mit dem Ilium ein. Wo solches bei Lacertiliern der Fall ist (Fig. 136), ist dieser Skelettheil homodynam mit den vor den nächsten präsacralen Wirbeln befindlichen Anhängen, welche man als Rippen auffasst (*c*). Daher kann man auch in dem sacralen Seitenfortsatz eine mit dem Wirbel verbundene Rippe sehen, und das Ilium wie bei urodelen Amphibien mittels einer Rippe mit der Wirbelsäule in Verbindung stehend annehmen, wie denn bei *Crocodilen* die beiden Sacralrippen deutlich unterscheidbar sind. Im anderen Falle mag man in jenem sacralen Fortsatze einen indifferenteren Zustand annehmen, welcher *Rippe* und *Querfortsatz* (Parapophyse) zugleich repräsentirt (s. bei den Rippen).

Fig. 136.



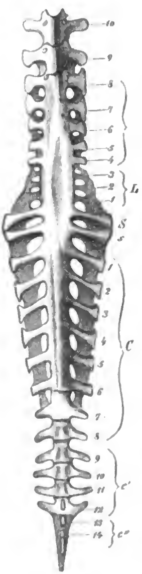
Ein Abschnitt der Wirbelsäule von Uromastix ornatus mit dem Sacraltheil und dem Anfange des Schwanztheils, ventrale Ansicht.

Mit jenen Schwankungen sind bei Lacertiliern, Schildkröten, Crocodilen und bei Sphenodon zwei Sacralwirbel als Regel, und auch bei den Dinosauriern kamen solche Verhältnisse in einzelnen Abtheilungen vor, doch ist die Aufnahme eines dritten Wirbels im Sacrum verbreitet, und bei manchen hebt sich die Zahl der Sacralwirbel auf 4—6 (Mosasaurus, Iguanodon) und kann sogar bis auf 10 steigen (Triceratops). Der mit der Beckenverbindung entstandene Verlust der Beweglichkeit der einzelnen Wirbel kommt durch verschiedenartige Concrescenz der

Wirbel zum Ausdruck und kann sich auch an den Enden der Querfortsätze durch Synostose derselben kund geben. So gelangen selbst größere Wirbelcomplexe durch die Hintergliedmaße zum functionellen Werthe eines einheitlichen Skelettheiles.

Die bei Sauriern an die Ausbreitung des Iliums längs der Wirbelsäule geknüpfte Vergrößerung des Sacrums besteht auch bei den Vögeln, und hat sich hier einer bedeutenden Anzahl von Wirbeln bemächtigt. Aber diese Wirbel erscheinen nicht wie bei Sauriern gleichartig, sondern lassen am Gesammtcomplex *verschiedene Abschnitte unterscheiden.* Daraus ist zu schließen, dass jene Bildung nicht von Sacralbildungen mit einer Mehrzahl gleichartiger Wirbel abstammen könne, dass vielmehr auf primitivere Zustände zurückzugehen sei, auf solche, in denen das Sacrum eine Minderzahl von Wirbeln vorstellte, wie das noch unter den Reptilien sich trifft. Nun erscheint aber gerade in niederen Ordnungen der Vögel (Gallinaceen, Schwimmvögel, Stelzvögel etc.) ein Paar Beckenwirbel von den anderen ausgezeichnet, und auch die Prüfung der in jener Gegend den Rückgratcanal verlassenden Spinalnerven ergab, dass in jenen beiden Wirbeln *zwei primitive Sacralwirbel* zu erkennen seien.

Fig. 137.



Sacral- und Caudaltheil der Wirbelsäule von Anas anser, von der ventralen Seite. *S*, *s* primäre Sacralwirbel. *L* Lumbaltheil, *C* Caudaltheil des Sacrum. *c'* freie Caudalwirbel. *c''* verschmolzene Caudalwirbel.

So löst sich das vordem als aus gleichwerthigen Wirbeln zusammengesetzt gedachte Sacrum der Vögel in ungleichwerthige Abschnitte auf. Wir unterscheiden dann am Sacrum den aus früheren Zuständen erhaltenen, *primitiven Sacraltheil* (Fig. 137 *S*, *s*), welcher auch bei seiner, in vielen Ordnungen verloren gehenden charakteristischen Beschaffenheit doch noch aus dem Verhalten zu Nerven bestimmt werden kann, und unterscheiden die vor und hinter diesen Wirbeln im Sacrum einbezogenen Wirbel als *secundäre Sacralwirbel*, die wieder als *prä-* und *postsacrale* sich trennen.

In jenen Kategorien der secundären Sacralwirbel kommt ein verschiedenes Verhalten vor. Die Präsacralen sind in der Regel wiederum in zwei Abschnitte zu unterscheiden, davon der distale meist gar keine seitlichen Fortsätze trägt. Er entspricht einem Lumbalabschnitt der Wirbelsäule (Fig. 137 *L*), welchem eine Anzahl von Wirbeln vorangeht, von denen die vordersten sogar noch Rippen tragen und der Thoracalregion angehören. Postsacral folgt eine verschieden große Zahl (meist 4—8) Wirbel, welche successive in die Schwanzwirbelsäule übergehen und einen aus dieser entstandenen Zuwachs des Sacrums vorstellen (*C*). So erreicht dieses bei den Vögeln seine bedeutendste Ausdehnung, und zu den

von Reptilien ererbten primären Sacralwirbeln sind vor und hinter diesen noch Summen von Wirbeln hinzugetreten und unter einander in Concrescenz gelangt. Nur die ersten und die letzten, den spätesten Erwerb vorstellenden, erhalten sich noch in Articulation, obwohl sie bereits vom Ilium erfasst sind. Wie in der Erhaltung der primären, so besteht auch in der Bewahrung der Einzelheiten der Wirbel am prä- und postsacralen Abschnitte eine große Mannigfaltigkeit. Am meisten geht der Wirbelcharakter am lumbalen, dann am caudalen Theile des Sacrums der Ratiten verloren, und fast nur aus den erhaltenen Foramina intervertebralia ist die Zusammensetzung dieses Abschnittes erkennbar.

Am Schwanztheile der Wirbelsäule bestehen bei den *Reptilien* die an Körper und oberen Bogen am Rumpfe gegebenen Verhältnisse fort, und auch die Dornfortsätze bleiben ausgebildet, wenn sie es am Rumpfe waren, bis terminal die allmähliche Reduction aller Charaktere Platz greift, und nur der Körper bis ans Ende besteht. Aber in den lateralen Fortsätzen der Wirbel tritt eine Differenz auf. Während wir bei *Lacertiliern* bis zum Sacrum Rippen an den Wirbeln fanden, und den Querfortsatz der Sacralwirbel als auch eine Rippe mit enthaltend, ansehen durften, wird es zweifelhaft, ob die scheinbar gleichen Fortsätze am Schwanze jenen am Sacrum homodynam seien (Fig. 136). Das Gleiche gilt auch für *Schildkröten* und *Crocodile*. Das Vorkommen unterer, wie bei Amphibien einen Caudalcanal umschließenden Bogenstücke an einer Anzahl vorderer Schwanzwirbel wird bei den Rippen wieder berücksichtigt. Es erscheint bei Reptilien an diesen Stücken eine bedeutende Selbständigkeit und ihr Anschluss an den Wirbelkörper geschieht intervertebral.

Unter den *Vögeln* tritt die Caudalregion nur bei *Saururen* (Fig. 52) mit einer großen Wirbelzahl auf, sonst (bei den Ornithuren) trifft sich eine Beschränkung, indem eine Anzahl von Schwanzwirbeln (4—9) ans Sacrum sich anschloss, und an den letzten eine Concrescenz zu Stande kam. So bleibt nur eine geringe Zahl freier Caudalwirbel bestehen (Fig. 137 *c'*), welche mit den dem Becken angeschlossenen übereinkommen und wie diese meist durch starke Querfortsätze ausgezeichnet sind. In den letzten, einheitlichen Abschnitt der Carinaten sind gegen sechs, manchmal noch an den Fortsätzen erkennbare Wirbel zu einem meist mehr vertikal ausgedehnten Knochenstück verschmolzen, an welchem in den einzelnen Abtheilungen mancherlei Differenzen bestehen. Es dient der Befestigung der Steuerfedern, und ist mit dem Fehlen derselben bei den Ratiten zu einem einfacheren mehr kegelförmigen Stücke, welches einwärts gekrümmt sein kann, reducirt.

Wenn auch bei den *Schlangen* streng genommen keine Bildung eines wahren Sacrums stattfindet, so ist doch der Übergang der Rumpf- in die Schwanzwirbelsäule an den betreffenden Wirbeln durch besondere Fortsatzbildungen gekennzeichnet. — Bei manchen Schlangen (Dicrodon scaber) übernehmen die Hypapophysen einer Anzahl von Rumpfwirbeln eine besondere Function. Indem sie verlängert die Speiseröhre durchbrechen, dienen sie der Bewältigung der Nahrung (zum Zertrümmern der Schale von Vogeleiern) und sind wohl bei dieser Leistung als »Wirbelzähne« zur Ausbildung gelangt. BÄCHTOLD, Giftwerkzeuge der Schlangen. Diss. Tübingen 1843.

Die Abgrenzung der einzelnen Körperregionen ist begleitet von einer größeren Beschränkung der *Wirbelzahl*, die diesen Regionen zu Grunde liegt. Es bilden sich festere Verhältnisse aus, indem die einzelne Abschnitte bildende Wirbelzahl innerhalb geringerer Breitegrade schwankt. Auch in der Gesammtzahl der Wirbel ist in Vergleichung mit den Fischen im Allgemeinen eine Reduction bemerkbar, und nur in jenen Abtheilungen, wo Extremitätenmangel eine Gliederung der Wirbelfolgen in einzelne Regionen aufhebt, kehren die hohen Zahlen wieder, die bei Fischen bestanden. Die Wirbel der Schlangen belaufen sich auf Hunderte. Bei Python sind 422, bei Coluber natrix 222 gezählt. Eine wenig geringere Zahl bieten die engmäuligen Schlangen. Sie nimmt bei den Ringelechsen (bei Amphisbaena 130) ab, ebenso bei den fußlosen Sauriern. Von den übrigen Sauriern ist sie am bedeutendsten bei Monitor (146), während sie sonst nur selten über 100 sich erhebt.

Die *Zahlenverhältnisse der einzelnen Regionen* bieten in der Regel beträchtlichere Verschiedenheiten dar, als die Gesammtzahl der Wirbel größerer Abschnitte oder Gruppen von Regionen. Dies gründet sich darauf, dass die Wirbelzahl weniger veränderlich ist, als das Verhalten ihrer Anhänge, der Rippen, von denen alle Regionen der Wirbelsäule mehr oder minder beherrscht sind. Die verwandtschaftlichen Beziehungen größerer Gruppen geben sich somit viel deutlicher zu erkennen, sobald man auf die Vergleichung der Zahlen engerer Abschnitte minderen Werth legt und vielmehr die Hauptabschnitte berücksichtigt. Ein solcher, aus mehreren Regionen zusammengesetzter Hauptabschnitt begreift die gesammte Rumpfwirbelsäule bis zur Sacralregion. Durch die Verbindung letzterer mit dem Ilium ist hier ein relativ fester Punkt gegeben. Die untergeordneten Regionen schwanken in ihrer Wirbelzahl beträchtlicher als der Gesammtabschnitt. Dabei muss man freilich die Größe der Schwankung nur in Bezug bringen auf die Wirbelsäule, an der die Schwankung stattfindet. Die Größe der Variation ist an einem zwischen 40—50 schwankenden Abschnitte nicht so bedeutend, als an einem Abschnitte, dessen Zahlen nur zwischen 3 und 10 sich bewegen. Im ersten Falle beträgt sie nur $^2/_{10}$, im letzteren dagegen $^8/_{10}$. Man kann also leicht zu irrigen Schlüssen geführt werden, wenn man die Größe der Schwankung an sich betrachtet und aus ihrer Höhe die Werthbestimmung für die Verschiedenheit entnimmt.

Die Zahl der Wirbel des vorerwähnten Theiles der Wirbelsäule bietet bei allen lebenden Reptilien (mit Ausschluss der wegen eines fehlenden Beckens nicht hierher zu rechnenden Schlangen, sowie der schlangenartigen, oder der doch mit nur rudimentären Extremitäten versehenen Saurier) und bei den Vögeln eine Variation von 18—34 dar. Die geringste Zahl trifft sich für die Schildkröten (18—19), die größte für die Saurier (29 bei Monitor) und Vögel (Cygnus musicus) mit 34. Die höheren Zahlen bei Eidechsen finden sich unter den Vögeln nur bei den Ratiten (27 beim neuholl. Casuar und beim Strauß). Daran reihen sich einige andere kleine Gruppen, und bei der Mehrzahl der Carinaten sinkt die Zahl auf 21 und 20 herab, welche in einzelnen Ordnungen sogar sich als beständig erhält.

Beständig erscheint die Gesammtzahl (24) bei den lebenden Crocodilen, indess sie bei den fossilen Teleosauriern eine etwas größere war. In der Vertheilung der Wirbel auf die einzelnen Regionen ergeben sich durch die verschiedengradige Ausbildung der fast allen Wirbeln zukommenden Rippen Eigenthümlichkeiten für einzelne Abtheilungen. Fehlen die Rippen am vorderen Abschnitt der Wirbelsäule einer größeren Wirbelzahl, oder erscheinen sie nur als Rudimente, so wird dieser als Halswirbelsäule in demselben Maße auf Kosten der folgenden ausgedehnt sein, als dieser verkürzt ist. So besitzen die Eidechsen eine geringere Halswirbelzahl als die Vögel (10—23, am häufigsten 12—16), aber dafür sind bei letzteren weniger Rippen ausgebildet und der Brusttheil ist zu Gunsten des Halses verkürzt. Ähnlich

verhält es sich mit der Lendenregion, die gleichfalls einzelne Wirbel durch Entwickelung von Rippen an die Thoracalregion abgeben kann, wie sie durch Rückbildung der Rippen aus letzterer sich differenzirt. Ein Beispiel hierfür liefern uns die Crocodile: So hat nach CUVIER

Gavialis gangeticus	7	Halswirbel,	14	Rückenwirbel,	3	Lendenwirbel.
Crocodilus biporcatus	7	»	13	»	4	»
Alligator lucius	7	»	12	»	5	»

OWEN giebt für die drei Gattungen dem Rücken- und Lendenabschnitt je einen Wirbel weniger, zählt aber richtiger 9 Halswirbel. Die Verschiedenheit besteht also darin, dass bei gleich bleibender Gesammtzahl der Wirbel eine Variation der Anhangsgebilde vor der Sacralregion stattfindet. In diese Reihe könnten wohl noch die Pterodactylen eingefügt werden, da bei diesen nicht nur die Gesammtzahl der Wirbel jenes Abschnittes jener der Crocodile gleichzukommen scheint, sondern gleichfalls 7 Halswirbel angenommen werden können.

Für die Beurtheilung der Verschiedenheit des betrachteten Abschnittes der Wirbelsäule muss auch der Sacralabschnitt in Rechnung gezogen werden, da auch in diesen einzelne Wirbel jener vorderen Region eintreten können.

Als der an absoluter Wirbelzahl veränderlichste Abschnitt bleibt die Caudalregion, an der durch die Beziehungen zu dem vielfachen Anpassungen sich fügenden Körperende ein Theil der Zahlendifferenzen leicht erklärlich wird, und Rückbildungen von Wirbeln oder unvollständig ausgebildete Wirbel eine Reduction der Wirbelzahl vermitteln.

An dem Schwanzwirbel mancher *Lacertilier* macht sich, wie schon CUVIER fand, eine Art von *Theilung des Wirbels* bemerkbar, welche aber nichts mit der Wirbelanlage zu thun hat. Der im gegebenen Falle sehr langgestreckte Wirbel zerfällt in zwei Hälften, von denen die vordere den Querfortsatz und oberen Bogen mit Dornfortsatz übernimmt, indess an der hinteren für diese letzteren eine Neubildung eintritt (HYRTL, Normale Quertheilung des Saurierwirbels. Wiener Sitzungsber. Math.-Naturw. Cl. Bd. X. 1853).

Am Schwanze der Lacertilier wird der sich ereignende Verlust einer Strecke desselben durch Regeneration ersetzt, wobei die umgebildete Wirbelsäule durch ein continuirliches Knorpelrohr dargestellt wird. H. MÜLLER, Würzb. Verhandl. Bd. II. 1852. Dazu meine Angaben in Unters. z. vergl. Anat. d. Wirbelsäule (S. 48).

Von der bei den lebenden Reptilien ziemlich allgemeinen procölen Beschaffenheit der Wirbelkörper bilden die Schildkröten eine Ausnahme, indem an der Halswirbelsäule (auch am Schwanze) verschiedene Formen, sowohl amphicöle als procöle und opisthocöle Zustände vorkommen. L. VAILLANT, Ann. Sc. nat. Sér. VI. T. X.

Bezüglich der *Wirbelfortsätze* sind bei den Schlangen mehrfache Differenzirungen zu erwähnen, indem bei einigen (Peropoden) sowohl die Gelenkfortsätze complicirter, als auch die letzten Rippen in zwei Schenkel gespalten sind, welches Verhalten sich auf die ersten Querfortsätze der Schwanzgegend fortsetzt.

A. MÜLLER, Z. vergl. Anat. d. Wirbelsäule. Arch. f. Anat. u. Phys. 1853. GEGENBAUR, Untersuchungen (op. cit.), ferner Jen. Zeitschr. Bd. III. S. 398. C. CLAUS, Beiträge z. vergl. Osteologie der Vertebraten. Wiener Sitzungsber. Bd. LXXIV. Abth. 1. 1876. H. JAEGER, Über die Wirbelgelenke der Vögel. Wiener Sitzungsber. Math.-Naturw. Cl. Bd. XXXIII. O. C. MARSH, The vertebrae of recent birds. Amer. Journal of Sc. Vol. XVI. 1879. G. BAUR, Morphogenie der Wirbelsäule d. Amnioten. Biolog. Centralblatt. Bd. VI. Derselbe, Osteolog. Notizen über Reptilien. Zool. Anz. 1886—1887.

§ 91.

Bei den Säugethieren erhält sich zwar gleichfalls die Chorda als erstes Stützorgan, aber sie gelangt nicht mehr zu der umfänglichen Ausbildung, welche sie bei Amphibien und zum Theil auch bei Reptilien besaß. Damit steht im Zusammenhange die geänderte Art der Anlage des Wirbelkörpers. Die denselben in den niederen Zuständen aufbauenden Knorpelmassen der Bogen kommen nicht in jener discreten Form zum Vorschein; das sie repräsentirende Material bildet alsbald, in der skeletoblastischen Schicht sich sondernd, ein continuirliches perichordales Rohr. An diesem werden mit der Ausbildung reicherer Intercellularsubstanz die den Wirbelkörpern entsprechenden Abschnitte bemerklich und es sondern sich von da aus die Bogen, welche in niederen Abtheilungen der Wirbelthiere den Körper hervorgehen ließen. Diese Umkehrung der Verhältnisse klärt sich auf durch die Erwägung, dass bereits jene perichordale Wirbelanlage von dem Material der Bogen entstand. Der ursprünglich sich erst später vollziehende Process der Wirbelkörperbildung tritt hier früher auf, es besteht somit eine zeitliche Verschiebung, welch cänogenetischer Vorgang mit der geringen Volumsentfaltung der Chorda im Zusammenhang steht. Die erste Veränderung der Chorda besteht in den Wirbelkörpern entsprechenden Einschnürungen, so dass sie sich nicht wie bei Amphibien und Sauropsiden vertebral, sondern intervertebral länger erhält. Aus dem sie intervertebral umgebenden Gewebe bildet sich ein Intervertebralknorpel aus, in welchem der Chordarest mit mehrfachen Modificationen als Gallertkern fortbesteht. Diese Zwischenknorpel sind somit ursprünglich Theile des aus der skeletoblastischen Schicht entstandenen Rohrs, Gebilde, deren Gewebe in anderer Richtung sich differenzirt als jenes, welches die Grundlage der Wirbelkörper abgiebt. Diese Einrichtung findet sich bereits bei den Reptilien (Crocodile) vorbereitet. Von den Wirbelkörpern erstreckt sich der Knorpel continuirlich in die oberen Bogen, und die Anlage des knorpeligen Wirbels stellt dann ein Ganzes dar. Sowohl im Wirbelkörper als an den Bogen bilden sich selbständige Ossificationen, und die getrennt verknöchernden Stücke verschmelzen erst nach Abschluss des Wachsthums mit einander. Bei der Verknöcherung der Bogen erstreckt sich der Process von da aus auf einen nicht unbeträchtlichen Theil des Wirbelkörpers, so dass man letzteren im knöchernen Zustande von einem Theile des Bogens gebildet betrachten kann. Dieses steht mit dem für die Anlage der Wirbelkörper oben Bemerkten im Einklange. Durch die Intervertebralscheiben wird den Wirbelkörpern ein continuirlicher Zusammenhang, und darin liegt eine Differenz von dem Verhalten der Sauropsiden.

Die Bogen bewahren die schon bei Amphibien aufgetretenen Gelenkfortsätze, die nur bei Cetaceen sich in Rückbildung finden. An den meisten Wirbeln gehen in der Regel Dornfortsätze aus. Bei den langhalsigen Ungulaten (Giraffe, Kamel, Pferd) fehlen sie an der Halswirbelsäule, sind dagegen am Rumpftheile bedeutend entwickelt. Letzteres gilt auch von den Cetaceen, wo sie am Caudaltheile sogar noch ansehnlicher sind. Als Querfortsätze pflegt man verschiedenartige Bildungen

zu bezeichnen, die bald von den Wirbelbogen, bald von den Körpern entspringen. Im letzteren Falle befinden sich die sogenannten Querfortsätze der Lendengegend, in welchen wir in der Regel Rippenrudimente erkennen müssen, welche hier mit den Wirbeln schon in der ersten Anlage vereinigt sind. Dass bei nahe Verwandten derselbe Wirbel in dem einen Falle eine Rippe trägt, während er in dem anderen mit einem Processus transversus versehen ist, dient zur Begründung jener Deutung. Deutlicher nachweisbar finden sich Rippenrudimente an den Halswirbeln mit echten Querfortsätzen in Zusammenhang.

Die einzelnen Abschnitte der Wirbelsäule sind bei den Säugethieren schärfer als bei den Sauropsiden differenzirt. Vornehmlich ist es die Halsregion, die, durch den constanten Besitz von 7 Wirbeln ausgezeichnet, von dem Brustabschnitte dadurch bestimmter sich abgrenzt, dass ihre Rippen zu denen der Brust keine allmählichen Übergänge darbieten. Die beiden ersten Halswirbel sind in der schon bei Sauropsiden vorhandenen Richtung der Beweglichkeit des Craniums angepasst, und der fast allgemein durch bedeutende Entfaltung seines Querfortsatzes ausgezeichnete *Atlas* entbehrt eines ausgebildeten Körpers, welcher mit jenem des Epistropheus zu dessen *Zahnfortsatz* verschmilzt. Bei manchen Beutelthieren werden die beiden aus den Bogen gebildeten Hälften des Atlas ventral nur durch ein Ligament vereinigt (Phascolomys, Fig. 138, Phascolarctus, Phalangista, Macropus), während bei anderen in diesem Theile eine selbständige Ossification auftritt (Thylacinus), und bei den placentalen Säugethieren kommt, an den letztgenannten Zustand anknüpfend, die Ossification eines Mittelstückes von den Seitentheilen aus zu Stande. Die Ausbildung des Atlas steht somit bei den Marsupialiern auf einer tieferen Stufe, als sie bereits bei Reptilien sich fand, indem der dort vorhandene ventrale Abschluss hier erst successive erworben wird. Wie bei Monotremen hält sich auch bei manchen Marsupialiern der Processus odontoides lange Zeit vom Körper des Epistropheus getrennt, und die Einheitlichkeit beider ist ein Erwerb des späteren Lebens.

Fig. 138.



Die ersten 3 Halswirbel von Phascolomys Wombat.

Sehr häufig durch größere Länge ausgezeichnet, ist der *Epistropheus* mit einem ansehnlichen Dornfortsatze (Fig. 139 *s*, *s'*) auch dann versehen, wenn ein solcher den übrigen Halswirbeln abgeht.

Fig. 139 A.

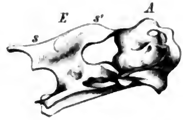
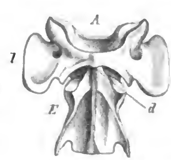


Fig. 139 B.

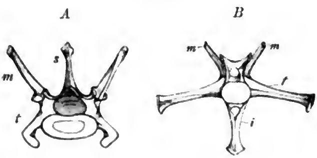


Die beiden ersten Halswirbel von Felis catus. Fig. 139 A von der rechten Seite, Fig. 139 B von der Ventralseite. *A* Atlas. *E* Epistropheus. *d* Zahnfortsatz. *l* Querfortsatz. *s*, *s'* Dorn des Epistropheus.

An der durch Rippenbesatz ausgezeichneten Thoracalregion, welche mit dem

Lendenabschnitte die thoracolumbale Wirbelsäule vorstellt, kommt es im Zusammenhange mit Sonderungen im Bereiche der dorsalen Muskulatur zur Ausbildung neuer in die letztere sich erstreckender Fortsatzbildungen. Sie sind bald nur unansehnlich, bald mächtig entfaltet. Ein solcher, höher am Wirbelbogen abgehender Fortsatz, der sich häufig mit dem vorderen Gelenkfortsatze verbindet, stellt die *Metapophyse* vor, während ein schlanker mehr oder weniger nach hinten gerichtet, *Anapophyse* benannt wird (OWEN). Die bedeutendste Ausbildung erfahren die Metapophysen bei Nagern und einem Theile der Edentaten, bei welchen sie als Stützen des Hautskeletes dienen (Gürtelthiere, Fig. 140 *m*). Sie nehmen vorzüglich die hintere Brustregion und die Lumbalregion ein, können aber auch an den Caudalwirbeln sich vorfinden (Fig. 140 *B*). Bei geringer Entfaltung nähern sich die Fortsätze jederseits basal und können auch mit dem Querfortsatze zusammentreten. So sind sie beim Menschen nur an den letzten Brust- und ersten Lendenwirbeln vorhanden und dort als Mamillarfortsätze (Metapophysen) und accessorische Fortsätze (Anapophysen) bekannt.

Fig. 140.



Wirbel von Dasypus sexcinctus. *A* Brustwirbel. *B* Schwanzwirbel. *s* Dornfortsatz. *t* Querfortsatz. *m* Metapophyse. *i* unterer Dornfortsatz.

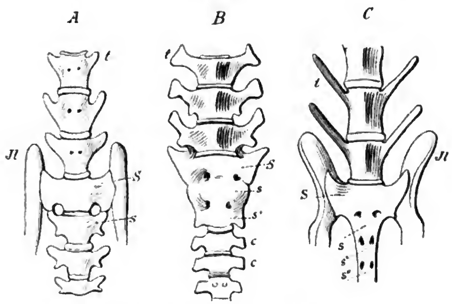
Wiederum von der Muskulatur abzuleiten ist die Richtung der Dornfortsätze, welche bei fast allen Säugethieren an den vorderen Brustwirbeln nach hinten, an den letzten Brustwirbeln und den Lendenwirbeln nach vorn sehen, wobei dann häufig ein Wirbel (antiklinischer Wirbel) mit geradem Dornfortsatze die Mitte einnimmt.

In der Sacralregion besteht meist nur eine Minderzahl, das Darmbein des Beckens tragender echter *Sacralwirbel.* Indem sie unter einander und mit noch einem oder einigen Caudalwirbeln verschmelzen, bildet sich ein einheitlicher Abschnitt als »Os sacrum« aus, an welchem wir die echten Sacralwirbel von den unechten aus Caudalwirbeln entstandenen pseudosacralen zu unterscheiden haben. Das Criterium liegt nicht bloß in der Ausbildung und selbständigen Ossification des die Iliumverbindung eingehenden lateralen Sacralabschnittes, sondern vorzüglich in der Verbindung mit dem Ilium. Durch jene Ossification wird dargethan, dass auch bei den Säugethieren ein den Rippen entsprechendes Skeletgebilde den Anschluss des Beckens vermittelt. Aber von jenen Wirbeln ist nur *der erste als typischer Sacralwirbel* anzusehen, da bei Säugethieren aus verschiedenen Ordnungen er allein seinen Costalfortsatz in bedeutender Ausbildung zeigt, und mit diesem dem Ilium sich anschließt (F. FRENKEL), wenn auch an den folgenden manchmal durch Ossificationspunkte costale Partien angedeutet erscheinen. Aus der *frühzeitigen Ausbildung jenes einen Wirbels* geht hervor, dass die Sacralbildung mehr von den

bei Amphibien bestehenden Einrichtungen, als von jenen der Sauropsiden sich ableitet. Tritt ein zweiter hinzu (Fig. 141 *B*), so ist er ein späterer Erwerb, wie er auch bei Sauropsiden als solcher aufzufassen war. Diesem ersten Sacralwirbel schließt sich, unter Ausbildung von costalen Theilen, noch ein zweiter an, und in verschiedener Anzahl folgen noch andere Caudalwirbel, indem sie mit dem ersteren synostosiren. Ich unterscheide die letzteren als *pseudosacrale* Wirbel, da sie in der Regel nicht an der Ilio-sacralverbindung Theil nehmen. Darin liegt ein wesentlicher Unterschied von der Sacralbildung bei Dinosauriern, wo die Einbeziehung von Caudalwirbeln ins Sacrum durch die Erstreckung der Ilio-sacralverbindung auf jene bedingt wird.

Der eine typische Sacralwirbel erscheint bei den meisten Nagern und Hufthieren von bedeutender Breite. Auch bei den Beutelthieren trägt in der Regel

Fig. 141.



Sacralregion von Säugethieren. *S*, *s*, *s'* Sacralwirbel.

nur ein Wirbel das Ilium, wenn auch, wie bei den Vorgenannten, noch andere Wirbel sich anschließen. Bei anderen Beutelthieren wird das Os sacrum nur aus zwei echten Sacralwirbeln zusammengesetzt. Auch den Carnivoren kommen meist nur jene Wirbel zu, während bei anderen noch ein Caudalwirbel hinzutritt. Bei Prosimiern ist ein echter Sacralwirbel die Regel, wenn auch noch 1—2 pseudosacrale dabei bestehen. Das Gleiche zeigt sich auch bei vielen Affen. Zwei Caudalwirbel treten ins Sacrum der meisten Wiederkäuer und vieler Nager ein, drei oder vier, (das Sacrum somit aus fünf oder sechs Wirbeln bildend), kommen bei den anthropoiden Affen vor. Beim Menschen sind dagegen meist nur drei Pseudosacralwirbel vorhanden. Nicht selten tritt eine noch bedeutendere Vermehrung der falschen Sacralwirbel auf, sowie auch noch der letzte Lumbalwirbel durch Verbindung mit dem Darmbein mit hereingezogen werden kann und dadurch die Zahl der echten Sacralwirbel erhöht. Aber auch dadurch wird die Zahl der Sacralwirbel

vermehrt, dass das Ischium durch Ossification seiner Bänder oder durch directen Anschluss sich mit der Wirbelsäule verbindet. Auf diese Weise entsteht eine beträchtliche Verlängerung des Sacraltheiles (auf 8—9 Wirbel) bei manchen Beutelthieren (Phascolomys) und Edentaten.

Die Vermehrung der echten Sacralwirbel erfolgt meist während der späteren Lebenszeit durch eine Vergrößerung der Darmbeine, welche successive auf den ersten Pseudosacralwirbel übergreift. Auch die Synostosirung der nicht vom Ilium erreichten Wirbel findet ganz allmählich statt.

Der *Schwanztheil* der Wirbelsäule bietet innerhalb der meisten Abtheilungen sowohl Zustände großer Entwickelung, als auch bedeutende Rückbildungen. So erhebt sich die Wirbelzahl bei den Affen bis auf 30, um bei einigen selbst unter die Zahl zu sinken, welche noch beim Menschen sich in 5—6 gegen das Ende zu immer mehr rudimentär werdenden Steißbeinwirbeln erhalten hat.

Von den Wirbelfortsätzen bieten die der Muskulatur dienenden die bedeutendste Variation. So sind Dorn- und Querfortsätze bei den Cetaceen mächtig entfaltet, da hier der Schwanztheil des Körpers Locomotionsorgan ist, indess sie bei vielen langgeschwänzten Säugethieren nur noch an den ersten Caudalwirbeln ausgebildet und an den übrigen in allmählicher Rückbildung bestehen, bis zu gänzlichem Schwunde. Auch untere Bogen (*Hämapophysen*) mit Dornfortsätzen erhalten sich am ausgebildeten Caudalabschnitt der Wirbelsäule (Fig. 140 *B, i*) und besitzen wie bei Reptilien und Amphibien intervertebralen Anschluss.

Bei der *Verknöcherung der Säugethierwirbel* entstehen an beiden Endflächen des Körpers besondere Epiphysenstücke, die sich in einzelnen Fällen, z. B. bei Walthieren, als discrete Knochenscheiben lange erhalten. Dies Vorkommen entspricht der mehrfachen Zahl von Knochenkernen an anderen, sowohl bei Reptilien als Vögeln von einer Stelle aus ossificirenden Skeletstücken. Jenes Verhalten der Wirbel mahnt zur Vorsicht in der Beurtheilung des morphologischen Werthes der »Ossificationskerne«, aus deren bloßem Vorkommen man nicht selten auf die Verbindung mehrerer ursprünglich getrennter Skelettheile hat schließen wollen, während sie in der That, wie eben bei den Wirbelkörpern, häufig nichts Anderes als durch die Wachsthumserscheinungen bedingte Einrichtungen sind.

Die intervertebralen Flächen der Wirbelkörper sind meist eben oder leicht concav. Am Halse der Ungulaten sind dieselben unter Verlängerung des Wirbelkörpers opisthocöl gestaltet, jedoch ohne Änderung der Art der Verbindung. Daraus resultirt eine größere Beweglichkeit. Das Gegentheil bieten die Walfische, deren Halswirbel bei beträchtlicher Verkürzung *Verwachsungen* darbieten. Bald trifft dieses nur die vorderen (z. B. bei Delphinus), bald alle (Balaena); selten fehlt dieser Zustand ganz, z. B. bei Balaenoptera, Delphinus gangeticus (STRUTHERS, On the cervical Vertebrae of Fin Whales. Journal of Anat. and Phys. Vol. VII). Auch bei Edentaten ist Verwachsung von Halswirbeln bekannt (Dasypus, Chlamyphorus), ebenso bei Dipus, bei denen nur der Atlas beweglich bleibt.

Die Länge und Stärke der *Dornfortsätze* der vorderen Rückenwirbel steht im Zusammenhang mit der Schwere des Kopfes oder auch der Länge des Halses, indem sie dem in solchen Fällen stark entwickelten Nackenbande Insertionsstellen abgeben. Ein stärkerer Dornfortsatz zeichnet gewöhnlich den zweiten und den siebenten Halswirbel aus. Am Sacraltheil fehlen sie meist oder sind unansehnlich. Die *Querfortsätze* sind, so weit sie sich auf die Rippen beziehen, bei diesen besprochen.

Das an den beiden ersten *Halswirbeln* sich darbietende Verhalten wird derart angesehen, dass aus der Anlage des Atlaskörpers nicht bloß der Zahnfortsatz des Epistropheus, sondern auch der sogenannte »vordere Bogen« des Atlas entsteht (HASSE, Anatom. Studien. 1873), welcher bei manchen Marsupialiern nur durch ein Ligament vertreten ist (s. oben). Dieses dürfte den primitiveren Zustand vorstellen, aus dem der durch Knorpelbildung ausgezeichnete später hervorging. Wie aus einem einmal gebildeten Wirbelkörper eine derartige Sonderung entstand, dass der von der Chorda durchzogene Kern des Körpers sich von seiner Peripherie trennt, ist *phylogenetisch* schwer zu verstehen. Selbst wenn man auf die Reptilien zurückgeht, ergiebt sich in der Sonderung eines ventralen Stückes, welches ohne Zweifel dem Atlas angehört, keine Lösung der Frage. Es liegt daher in dieser Sonderung des Atlaskörpers ein Problem vor, welches vielleicht mit der ersten Ossification und der Einleitung eines neuen Bewegungsmechanismus des Hinterhauptes im Zusammenhang steht.

Von anderen Eigenthümlichkeiten der übrigen Halswirbelsäule sei nur der mächtigen Verbreiterung der Dornfortsätze des 3.—4. Halswirbels bei Didelphys gedacht. Sie bilden, an einander wie an den ähnlich sich verhaltenden Dornfortsatz des Epistropheus angeschlossen, einen starken Knochenkamm, dessen Bedeutung noch unbekannt ist. Die Untersuchung der Muskulatur könnte darüber Aufschluss geben. Ebenso auch bezüglich der bei *Edentaten* bestehenden Concrescenzen des 2.—4. Halswirbels. Hier ist der bedeutende Dornfortsatz des Epistropheus durch seine Ausdehnung nach hinten wohl nächstes Causalmoment (Gürtelthiere).

Dem 6. Halswirbel der meisten Säugethiere kommt in der ventral gerichteten Verbreiterung der Costalportion seines Querfortsatzes gleichfalls eine mit der Muskulatur in Zusammenhang stehende Besonderheit zu.

Bezüglich der *Zahlenverhältnisse* der Wirbel sind Schwankungen an dem in der Regel aus 7 Wirbeln bestehenden Halsabschnitte anzuführen. Die Zahl erhebt sich auf 8 oder 9, ja sogar 10 (Bradypus), oder sinkt auf 6 (Choloepus Hoffmanni). Wie im ersteren Falle ein oder zwei der sonst das Brustbein erreichenden Rippen rudimentär sind, so wird im letzteren Falle eine Ausbildung von Rippenrudimenten anzunehmen sein, so dass die an anderen Abschnitten der Wirbelsäule zu beobachtenden Erscheinungen auch hier ihre Geltung haben (B. SOLGER, Z. Anat. der Faulthiere. Morph. Jahrb. Bd. I). Auch bei Manatus ist die Zahl der Halswirbel auf 5 beschränkt, während die ausgestorbenen Verwandten (Halitherium und Rhytina) deren 7 besaßen.

Die Zahl der Thoracolumbalwirbel hält sich bei den Säugethieren im Allgemeinen innerhalb engerer Grenzen als bei den Reptilien, und in einzelnen Abtheilungen bietet sie nur ganz geringe Schwankungen. Sehr hoch stellt sie sich bei den Prosimiern (19—23), auch noch bei platyrrhinen Affen (22 bei Nyctipithecus), indess andere nur 19 solcher Wirbel besitzen, wie auch die meisten Katarrhinen. Diese Zahl sinkt unter den Anthropoiden auf 17, sogar auf 16 beim Orang. Eine bedeutende Zahl thoracolumbaler Wirbel erhält sich unter den Faulthieren bei Choloepus (27), beim Elephanten und Rhinoceros (23), beim Tapir und den Pferden (23—24), dann bei Hyrax (29). Für die übrigen größeren Abtheilungen spricht sich die gemeinsame Abstammung der einzelnen Gattungen in einer ziemlich vollständigen Übereinstimmung der Gesammtzahl der Thoracolumbalwirbel aus. Für die Beutelthiere und die meisten Artiodactylen ergeben sich durchgehend 19 (21 bei Tragulus javanicus); 19—20, also ähnlich wie bei den Primaten, herrschen bei den meisten Nagern und den Carnivoren, womit zugleich die meisten Chiropteren übereinstimmen.

Wie bei gleichbleibender Gesammtzahl Brust- oder Lendenregion in verschiedenem Grade sich ausdehnen, je nachdem Querfortsätze zu Rippen, oder Rippen in

Querfortsätze umgewandelt werden, möge folgendes Beispiel zeigen. Die Zahl der rippentragenden Brustwirbel beträgt

bei den Gattungen Felis und Canis	13,	Lendenwirbel	7,
bei Mustela und Ursus	14,	»	6,
bei Phoca und Hyaena crocuta	15,	»	5,
bei Hyaena striata	16.	»	4.

Also dürfen wir sagen, dass beim Hunde in Vergleichung mit Hyaena Rippen verloren gingen oder in Querfortsätze sich umwandelten. Über die Zahlenverhältnisse der Wirbel vergl. CUVIER's Tabellen in Leçons. I., ebenso bei FLOWER (l. c.).

So wenig wie in den größeren Abtheilungen, stehen jene Verhältnisse in den kleinen, ja auch innerhalb der Art absolut fest, und die Vergleichung von mehreren Wirbelsäulen derselben Species ergiebt manche Schwankung, zuweilen sogar, wenn auch seltener, in dem bilateralen Verhalten, so dass derselbe Wirbel auf einer Seite zu den thoracalen, auf der anderen zu den Lumbalwirbeln zählt.

Die Differenz der in dem thoracolumbalen Wirbelcomplex bestehenden Zahlen *wird vom Sacrum regiert*, hat also von der Beckenbefestigung und damit in letzter Instanz in der Hintergliedmaße ihren Ausgang. Das Sacrum hat nicht nur von seinem primitiven Wirbel aus Caudalwirbel sich angeeignet, wie die Betrachtung verschiedener Wirbelsäulen lehrt, und erscheint dadurch caudalwärts fortgesetzt. Diese Fortsetzung beruht aber nicht in einem Bewegungsvorgange der Iliosacralverbindung in der gleichen Richtung, sie drückt vielmehr nur einen Zustand aus, denn der größere Betrag von thoracodorsalen Wirbeln entspricht einem Ausgangspunkte, indem er den jeweils niederen Befund repräsentirt, *aus welchem durch Vorwärtsrücken jener Verbindung der höhere, zu einer Minderung der präsacralen Wirbelzahl führende entsteht.* Auf diesem Wege werden Wirbel, welche vorher Lumbalwirbel waren, zu sacralen, während sacrale in den Verband der Caudalwirbel entlassen werden, und es ergiebt sich für diese Region der Wirbelsäule eine Art von flüssigem Zustand. Am genauesten sind diese Verhältnisse bei den Primaten bekannt, und speciell für den Menschen ist während der Ontogenese eine solche *Verschiebung* um einen Wirbel nachgewiesen (E. ROSENBERG), wodurch die Recapitulation eines von einer größeren Zahl thoracolumbaler Wirbel ausgegangenen Zustandes ausgedrückt wird. Aus diesen in anderen Abtheilungen und durch die Vergleichung zu erschließenden Verhältnissen ergiebt sich die Veränderlichkeit der Wirbel in ihrer functionellen Bedeutung und daraus auch ihrer formalen Befunde, so dass jene der kritischen Region einander nicht streng homolog sind. Derselbe Wirbel, welcher in dem einen Falle Thoracalwirbel ist, erscheint in einem anderen als lumbaler, um wieder im anderen Sacralwirbel zu sein, oder endlich einen Schwanzwirbel vorzustellen.

Den hinsichtlich der Wirbelzahl variabelsten Abschnitt der Wirbelsäule bildet deren Caudaltheil, in welchem wir Zahlen bis zu 49 begegnen (Manis macrura). Bei Cetaceen bilden 20—30 Wirbel die Regel, und in anderen Ordnungen ergeben sich vielfache Schwankungen, auch bei den Primaten, bei denen die anthropoiden Affen die größte Reduction (auf 3—5) besitzen, wenn auch diese Zahl, wie es beim Menschen der Fall ist, durch die Ontogenese sich um einige zu Grunde gehende Wirbelanlagen erhöhen dürfte.

Bezüglich der Umbildung in der Sacralregion s. Ausführliches bei E. ROSENBERG, Über die Entw. d. Wirbelsäule etc. Morph. Jahrb. Bd. I. A. RETZIUS, Die richtige Deutung der Seitenfortsätze an den Rücken- und Lendenwirbeln beim Menschen und den Säugethieren. Kongl. Vetensk. Ak. Handl. 1848. Übersetzt im Arch. f. Anat. u. Phys. 1849. HASSE und SCHWARCK, Z. vergl. Anat. d. Wirbelsäule. Anatom. Studien (op. cit.). F. FRENKEL, Beitr. z. anatom. Kenntnis des Kreuzbeins der Säugethiere. Jen. Zeitschr. Bd. VII. H. LEBOUCQ, Rech. sur la mode de disparition de la

chorde dorsale chez les Vertébrés superieurs. Arch. de Biologie. T. I. A. FRORIEP, Z Entwick. der Wirbelsäule, insbesond. des Atlas etc. Arch. f. Anat. u. Phys. 1886. E. ROSENBERG, Üb. d. Wirbels. der Myrmecophaga. Festschr. f. GEGENBAUR. Bd. II. 1896.

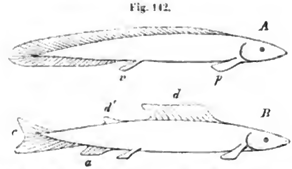
Skelet der unpaaren Flossen.

§ 92.

Bei den *Acraniern* schon angedeutet und von besonderer Structur kommt bei den *Cyclostomen* am hinteren Abschnitte des Körpers eine vom Integumente gebildete mediane Falte zur Entstehung, welche sich an einigen (2) Stellen dorsal bedeutender erhebt und das Körperende umsäumend sich ventral gegen den After zu allmählich verliert (Petromyzon). Durch diese Falte wird die Körperoberfläche vertical vergrößert, und dadurch wirksamer bei der Locomotion, bei welcher dem Schwanze eine wichtige Rolle zukommt. Diese Wirksamkeit der *medianen Flosse* wird bedingt durch den Stützapparat. Wie schon beim Rückgrate erwähnt ist, setzen sich von der aus den oberen Bogen gebildeten Knorpelleiste am Schwanze noch Processus spinosi fort und gehen gabelig getheilt in den Flossensaum über, während an derselben Gegend untere Bogen sich ähnlich verhalten. So empfängt der Schwanztheil der Flosse seinen Stützapparat von der Wirbelsäule und wird in den sogenannten Rückenflossen durch Knorpelstäbchen gebildet, welche des directen Zusammenhanges mit den oberen Bogen entbehren, aber ebenso wie die anderen dichotomisch sind. Durch letzteres scheinen sie selbständiger Genese zu sein, aber es ist fraglich, ob nicht darin ein veränderter Befund vorliegt, der von demselben, wie er am Schwanzende besteht, sich ableitet, so dass die einmal frei gewordenen und dann auch ontogenetisch selbständig auftretenden Stäbchen aus oberen Dornen entstanden, die sich in diesem Zustande noch vermehrten, wie denn deren vier je einem Körpermetamer zugetheilt sind (A. SCHNEIDER).

Bei den *Gnathostomen* wird die mediane Flosse umfänglicher angelegt, indem sie als eine den Körper schon vom Kopfe an bis zu dem After umziehende Membran, eine Fortsatzbildung des Integuments vorstellt, welche durch Entfaltung von Stützgebilden wie von Muskulatur ein viel complicirteres Flossengebilde ist. Dieses Organ behält entweder die ursprüngliche Continuität der Anordnung bei (Fig. 142 *A*), oder sondert sich durch Rückbildung einzelner Strecken und Ausbildung der bestehenbleibenden in mehrfache Abschnitte. Diese werden nach ihrer Lage in *Rücken-*, *Schwanz-* und *Afterflosse* (Fig. 142 *B*, *d*, *d'*, *c*, *a*) unterschieden. Sie fungiren vorwiegend als Steuerruder und nur der Schwanzflosse kommt in so fern auch eine höhere locomotorische Bedeutung zu, als der Schwanztheil des Körpers bei der Ortsbewegung die bedeutendste Leistung vollzieht.

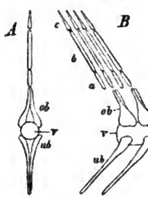
Fig. 142.



Schema der unpaaren Flossen. *A* primitiver Zustand *B* differenzirter Zustand. *d* Dorsalflosse, (*d'* Fettflosse,) *c* Caudal-, *a* Anal-, *p* Brust-, *v* Bauchflosse.

Wir beginnen die Betrachtung des Stützapparates mit den Dipnoern, nicht bloß weil die gesammte mediane Flossenbildung in ihrer Continuität sich forterhält, sondern weil deren Skelettheile sich vollständiger in den primitiven Beziehungen darstellen. Der bei Ceratodus noch in frühen Jugendzuständen dicht hinter dem Kopfe beginnende Flossensaum zieht sich später weiter zurück, um dann bei Protopterus, früher bei Ceratodus, mehr am Ende des Rumpfes sich zu erheben und ohne schärfere Absetzung zum Schwanze überzugehen. Auch hier ist die Flosse äußerlich wenig vom Körper gesondert, und erst gegen den Schwanz zu tritt die schärfere Absetzung hervor. Der Stützapparat nimmt von den Dornfortsätzen der Wirbel seinen Ausgang. Schon den Dornfortsätzen der vorderen Wirbel schließen sich bewegliche Stücke an, und an den folgenden kommen allmählich deren zwei zur Unterscheidung, welche an einander gereiht zur Flossenbasis verlaufen (vergl. Fig. 143). Ähnlich verhalten sich am Schwanze auch die unteren Dornfortsätze. So tritt von jedem Wirbel ein in mehrere Stücke gegliederter, zur Flosse verlaufender Skelettheil ab. Wenn diese Theile durch den Besitz perichondraler Ossificationen schon eine hohe Sonderung ausdrücken, so ist doch in ihrem Zusammenhange ein niederer Zustand gegeben, welcher auf ihre erste von Dornfortsätzen ausgegangene Entstehung hinweist. *Die Sonderung der einzelnen Glieder* wäre dann das Product der Muskelaction, die bei dem schräg nach hinten gerichteten Verlaufe dieser Fortsätze bei den Bewegungen des Körpers wirksam werden muss. Diesen Bildungen kommt aber nur eine indirecte Beziehung zur Flosse zu, da sie nicht in die Hautduplicatur derselben gelangen. Sie vermitteln aber dennoch Beziehungen, denn an sie lehnt sich der in jenem Integumente selbst befindliche Stützapparat. Es sind als »*Hornfäden*« bezeichnete Bildungen, welche im Integumente entstehen und durch eine mit Elasticität gepaarte Resistenz die eigentlichen Stützen der freien Flosse abgeben.

Fig. 143.



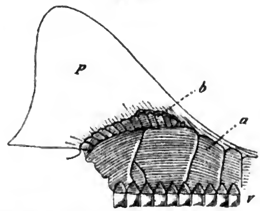
Schwanzwirbel von Ceratodus Forsteri. *A* von vorn. *B* Wirbel seitlich. *v* Körper. *ob* obere, *ub* untere Bogen. *a*, *b*, *c* Glieder der Flossenstrahlen. (Nach Günther.)

In einer weit größeren Differenzirung treffen wir jene Stützgebilde der Flossen bei den Selachiern, bei denen die continuirliche Gleichartigkeit, wie sie bei den Dipnoern bestand, mit der Sonderung der Flossen selbst, nach der schon angedeuteten Weise, in ein außerordentlich ungleichartiges Verhalten, sei es in den einzelnen Flossenbildungen, sei es nach den Gattungen oder Arten, überging. In diesem differenten Verhalten des bezüglichen Skelettheils spricht sich trotz der knorpeligen Beschaffenheit derselben, doch ein weit größeres Maß der Entfernung vom primitiven Zustande aus, als in der theilweisen Ossification jener Stützgebilde der Dipnoer. Rücken- und Schwanzflossen zeigen unter sich wieder beträchtliche Differenzen und verlangen von nun an eine getrennte Behandlung.

Der Anschluss des Flossenskelets an die Wirbelsäule bleibt bei vielen Haien

noch bestehen, während die einzelnen Knorpelstücke in den verschiedenartigsten Befunden vorkommen. Bald sind es kleinere oder größere Platten, welche mit Intercalarstücken die Wirbelsäule zusammenschließen (Fig. 144 *a*), so dass sie als Fortsetzungen derselben sich darstellen, bald sind die daselbst kleinen Plattenstücke vorhanden, oder man sieht schon vor dem Beginn der Flosse eine Reihe schlankerer Knorpel von der Wirbelsäule sich fortsetzen (Fig. 145 *n*, *n*), von denen man kaum zweifeln kann, dass es mit den an sie angeschlossenen größeren Platten (*a*) homodyname Gebilde seien. An die größeren Platten (*a*) schließen sich dorsal kleinere (Fig. 144 *b*), welche in die Basis der Flosse selbst eintreten. Ob diese überaus mannigfaltigen Knorpeltheile ontogenetisch unabhängig von der Wirbelsäule aus entstehen, ist unbekannt, es ist aber desshalb von geringer Bedeutung, weil durch eine solche Erfahrung doch nichts Sicheres für die Phylogenese jener Theile hervorginge.

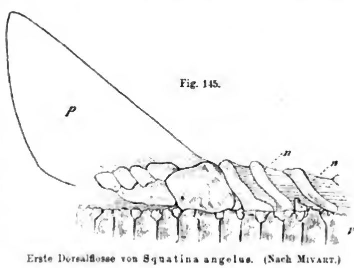
Fig. 144.



Erste Dorsalflosse von Pristiophorus japanicus. (Nach Mivart.)

Aus dem Anschluss der basalen Platten an die Wirbelsäule und einer hin und wieder bestehenden Fortsetzung von Bestandtheilen der letzteren, ergiebt sich aber die größte Wahrscheinlichkeit für ihre vertebrale Abstammung. Dass wir in den großen, einer Mehrzahl entsprechenden Platten keine ursprünglichen Einheiten erblicken dürfen, lehrt die Vergleichung mit solchen Befunden, in welchen die Platten durch stabförmige Knorpel vertreten sind. Dieses trifft sich zuweilen in Connex mit einer Ablösung des gesammten Flossenskelets aus dem Verbande der Wirbelsäule (vergl. Fig. 146), kommt aber auch im Anschlusse an die letztere vor (Mustelus). In beiden Fällen sind die das Flossenskelet bildenden gleichartig erscheinenden Knorpelstäbe gegliedert, und es wird eine basale Gliedreihe (*a*), eine intermediäre (*b*), und eine terminale (*c*) unterscheidbar. Wo die basale mehr oder minder der Wirbelsäule aufsitzt, kommt an je einen Wirbel eine Mehrzahl jener Stäbe oder Strahlen, so dass hier wohl schwerlich ein primitiver Zustand besteht. Mit der mächtigeren Entfaltung der Knorpelstrahlen gelangt die distale

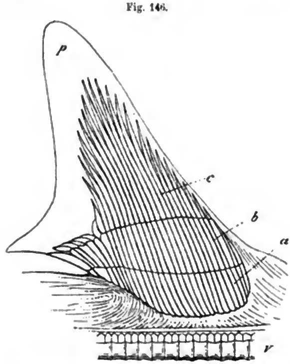
Fig. 145.



Erste Dorsalflosse von Squatina angelus. (Nach Mivart.)

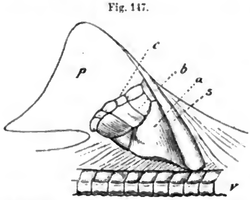
Gliedreihe ganz, die intermediäre theilweise in die freie Flosse (vergl. Fig. 146). Die Vergleichung der basalen Gliedreihe mit den großen Knorpelplatten lässt die letzteren als Concrescenzen der ersteren ansehen, wie ja die großen Platten immer noch kleine Stücke tragen (Fig. 145). So zeigt Hexanchus in dem von der Wirbelsäule abgelösten Skelet der Rückenflosse basal einige größere Platten, denen drei Reihen von Radiengliedern folgen, wobei die unterste Reihe theilweise wieder durch eine Platte vorgestellt wird. Gegen das primitive Verhalten der Einrichtung bei den Dipnoern ist bei den Selachiern eine doppelte Veränderung aufgetreten, einmal durch die Concrescenz basaler Glieder zu größeren Platten und zweitens durch die Ablösung dieses Stützapparates von der Wirbelsäule. Dazu kommt noch der Übertritt der Knorpelstrahlen in die Flosse selbst. Wenn sie in diesem Falle eine directe Stützfunction übernehmen, so wird dadurch die Bedeutung der in den *Hornfäden* bestehenden dorsalen Stützbildungen noch keineswegs zurückgedrängt. Diese Gebilde haben im gesammten Flossenapparat der Haie Verbreitung und erstrecken sich an den unpaaren Flossen von deren Knorpelskelet aus bis zum Flossenrande. In den Figg. 144—147 ist die Contourlinie der Flosse (*p*) dargestellt, woraus die Ausbreitung jener Gebilde zu ersehen ist. Es verlohnt die Beachtung der Mannigfaltigkeit der Einzelbefunde, für die doch nur ein gemeinsamer Ausgangspunkt bestanden haben muss.

Fig. 146.



Erste Dorsalflosse von Zygaena malleus. (Nach MIVART.)

Fig. 147.



Erste Dorsalflosse von Acanthias Blainvillei. (Nach MIVART.)

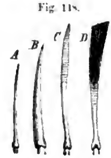
Noch ein wichtiges Verhalten macht sich an den Rückenflossen der Selachier gleichfalls vom Integumente her bemerkbar, indem *Hartgebilde mit dem Knorpel in Anschluss treten.* Bei den Dornhaien entsteht ein oft mächtiger Stachel im Vorderrande der Rückenflossen von der Haut aus mit seiner Basis über den Rand der Knorpelplatte sich in die Tiefe senkend, wo er (Fig. 147 *s*) bis zur Wirbelsäule (*v*) gelangen kann. Es ist zu knöcherner Skeletbildung auf knorpeliger Unterlage ein erster Versuch, welcher aus der Begegnung innerer und äußerer

Skeletbildungen hervorging. Hier nur als Waffe verwendet bleibt die Einrichtung auf dieser morphologisch niederen Stufe, welche die Bedeutung der beiden dabei betheiligten Factoren schon erkennen lässt. In jener physiologischen Bedeutung erhält sich die Stachelbildung auch nach dem Schwinden der übrigen Flosse am Schwanze mancher Rochen (Trygon, Myliobates, Cephaloptera u. a.). Aus der bedeutenden Divergenz, in welcher diese Gebilde schon an den als Beispiele vorgelegten Formen erscheinen, ergiebt sich der große Umfang der Variation selbst bei einander als sehr nahestehend betrachteten Thieren.

Für die am Flossenskelet auftretenden Veränderungen dürfte die Muskulatur von Belang sein, die der Bewegung der Flosse dient. Nähere Aufschlüsse fehlen annoch. In engem Anschluss an das Verhalten von Haien stehen die *Holocephalen*. Die am Anfange der Wirbelsäule bestehende Concrescenz von Wirbeln (vergl. S. 229), aus welcher sich eine starke Knorpelleiste erhebt, dient gleichfalls als Stütze einer Flosse (1. dorsale), welche mit einem mächtigen Stachel beginnt. Die bei Haien getrennten Plattenstücke sind an diesem Abschnitte zu jener Knorpelmasse und ebenso mit den Wirbeln verschmolzen, und bilden für die den Stachel tragenden Knorpelstücke eine Articulation. Für die zweite, bei Callorhynchus kürzere, bei Chimaera längere Rückenflosse erhalten die Hornfäden eine Stütze durch ungegliederte Knorpelstäbe, welche noch zwischen der Muskulatur, aber von der Wirbelsäule entfernt liegen, worin in Vergleichung mit den Haien eine Reduction sich ausspricht.

Der von der Wirbelsäule aus zu den medianen Flossen sich erstreckende Stützapparat empfängt bei den Knochenganoiden und den Teleostiern nicht bloß durch die Ossification seiner Bestandtheile, sondern dadurch einen höheren Werth, dass in den Flossen selbst knöcherne Skelettheile erscheinen, welche mit jenen anderen in der Medianebene des Körpers befindlichen in Verbindung stehen. Dadurch zeichnet sich die Einrichtung vor jener der Dipnoer aus, dass die knöchernen Skeletbildungen des Integuments mit den vom inneren Skelete gelieferten Bildungen in anatomische und physiologische Verbindung treten. An die Stelle der bei Dipnoern und Elasmobranchiern in der freien Flosse herrschenden »Hornfäden« treten knöcherne Gebilde, welche von den Placoidorganen der Selachier abzuleiten sind. Dass diese Zustände von den niederen, mit Hornfäden versehenen hervorgingen, habe ich durch den Nachweis der letzteren in der eine rudimentäre Flosse darstellenden »*Fettflosse*«, die in manchen Physostomenfamilien (Salmoniden, Characinen, Siluroiden etc.) sich findet, vor langer Zeit dargethan.

Fig. 148.



Flossenstrahlen verschiedener Bildung. *A*, *B* Stachelstrahlen. *C* einfacher gegliederter. *D* dichotomisch getheilter, gegliederter Flossenstrahl. (Nach Günther.)

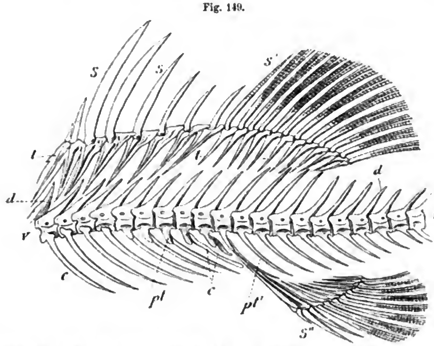
Die dermalen Skeletbildungen treten in ganz verschiedenen Zuständen auf. Kleine plattenförmige Ossificationen des Integuments bilden an einander schließend einen *Flossenstrahl*, welchem Beweglichkeit zukommt (Weichstrahl). An der Basis stellt die Ossification zumeist eine continuirliche Masse her, so dass nur gegen das Ende Gliederung besteht (Fig. 148 *C*). In anderen Fällen läuft der Weichstrahl mit mehrfacher Dichotomie in gegliederte Stücke aus (*D*). Eine einheitliche Ossification liefert Stachelstrahlen

(*A*, *B*) von sehr verschiedener oft außerordentlicher Mächtigkeit. Die Weichstrahlen scheinen den niederen Zustand vorzustellen, wie sie denn, wenn auch nicht exclusiv bei den Physostomen herrschen. An ihnen pflegt sich auch die Betheiligung der beiderseitigen Integumentstrecken der Flosse an dieser Skeletbildung zu erkennen zu geben. Wie in der Zahl, so bestehen auch in der Ausbildung und in der Art der Vertheilung in den Flossen überaus mannigfaltige Zustände, ebenso in der Combination der verschiedenen Formen der Flossenstrahlen in den einzelnen Flossen. Dies Alles liegt außerhalb unserer Aufgabe.

Basal ruhen diese Flossenstrahlen in beweglicher Verbindung auf den vom inneren Skelet gelieferten Stützgebilden, den *Flossenstrahlträgern* (Fig. 149 *t*), welche oft zwischen die oberen Dornfortsätze der Wirbelsäule sich einschieben (vergl. Fig. 149), (daher auch *Ossa interspinalia*).

In der Regel trägt jeder der letzteren einen Flossenstrahl, sei es Stachelstrahl (Fig. 149 *s*) oder Weichstrahl (*s'*), welche beiderlei Zustände der Strahlen

Fig. 149.



Rumpfwirbelsäule mit dem Skelet der Rückenflosse und der Afterflosse von Lates niloticus. *v*, *s* Wirbel. *d* Dornfortsätze. *pt* Pleurapophysen. *pt'* untere Bogen. *c* Rippen. *t* Flossenstrahlträger. *s* Stachelstrahlen der Rückenflosse. *s'* Weichstrahlen derselben. *s''* Stachelstrahlen der Afterflosse. (Nach L. Agassiz.)

in der Rückenflosse die Figur darstellt. Die Flossenstrahlträger (*t*) bieten mannigfache, besonders nach der Körperoberfläche zu bedeutender werdende Differenzirungen, welche Theile Anpassungen an die Musknlatur erkennen lassen, theils die Verbindung mit den Strahlen selbst betreffen, welche an den Stachelstrahlen häufig zu gelenkartigen Einrichtungen sich erhebt. Auch unter einander können diese Träger längs der Plattenbasis durch Nähte in Zusammenhang stehen, und damit auch für die Plattenstrahlen eine feste Grundlage darstellen. Während bei den Selachiern und Dipnoern noch mehrfache Gliedstücke als Repräsentanten der Träger erscheinen, sind diese bei Ganoiden und Teleostiern durch ein einziges Stück

dargestellt, an welchem aber eine nicht geringe Mannigfaltigkeit zum Ausdrucke gelangt. Mit der von der Wirbelsäule erlangten Freiheit steht die Mannigfaltigkeit der Vertheilung im Connexe, indem sie, obwohl manchmal den Wirbeln entsprechend, häufig zu mehreren auf einen Wirbel treffen und in dem von den Wirbeln ausgehenden membranösen Septum in verschiedener Art engere Verbindungen mit den Dornfortsätzen erlangen.

Einen eigenen Weg der Differenzirung schlägt die *Schwanzflosse* ein. Der bei *Amphioxus* bestehende Zustand zeigt bereits in einer verticalen Verbreiterung des Hautsaumes zu einer Flosse eine Auszeichnung dieses Körperendes, wie auch bei den *Cyclostomen* (weniger bei Myxinoiden, mehr bei Petromyzonten) eine solche Bildung erscheint. Dieser bei allen Fischen embryonal das hintere Körperende umziehende Hautsaum bewahrt seinen ursprünglichen Zusammenhang mit der vom Rücken her ziehenden, und auch ventral eine Strecke weit fortgesetzt in Faltenbildung bei den *Dipnoern* und stellt hier eine Schwanzflosse vor, welche von dem in ihn sich in gleicher Art wie an den vorhergehenden Strecken fortsetzenden Skeletgebilden eine Stütze empfängt. Es besteht hier aber mehr ein Zustand der Indifferenz der Schwanzflosse, denn sie ist noch nicht vom Rückentheile getrennt. Diese Form ward als *diphycerk* unterschieden (M'Coy), da dorsale und ventrale Stützbildungen in gleicher Weise an ihr betheiligt sind.

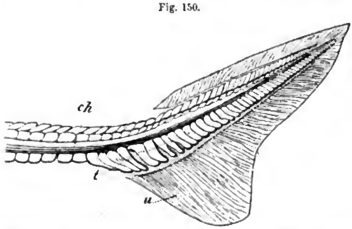
Ein neuer Zustand beginnt bei den *Selachiern*. Am ventralen Theile der Schwanzflosse bildet sich noch vor dem Ende der Wirbelsäule die Flosse zu einem bedeutenden Lappen aus, während das caudale Ende der Wirbelsäule sich in den verlängerten Flossenabschnitt fortsetzt, von welchem das Ende der Schwanzflosse dargestellt wird.

Die Schwanzflosse wird dadurch dorsal und ventral ungleich, *heterocerk*, nicht bloß äußerlich, sondern auch in Bezug auf das Verhalten der Wirbelsäule. Dieses tritt noch deutlicher hervor, sobald der das Wirbelsäulenende umfassende Abschnitt eine mehr oder minder ausgesprochene Aufwärtskrümmung eingeht, und *diese wird durch das Skelet bedingt.* An dem im Bereiche der Caudalflosse befindlichen Abschnitte der Wirbelsäule ergeben sich Anpassungen für die Flosse. An die oberen Bogentheile der Wirbel schließen sich mediane Knorpelstücke an, welche den an den Dorsalflossen gegliedert vorkommenden Trägern entsprechen. Die vorderen sind, wie häufig auch die letzteren, von der Wirbelsäule entfernt, die folgenden eng den Wirbeln angeschlossen, wenn auch nicht immer in der Zahl ihnen entsprechend, sonst aber verhalten sie sich wie obere Dornfortsätze der Wirbel. Allgemein besitzen ähnliche, ventrale Stücke eine bedeutendere Volumentfaltung, besonders an dem, den unteren Flossenlappen tragenden Abschnitte. Die ersten sind in der Regel auch hier freie Stücke. Die folgenden sind Fortsätze unterer Wirbelbogen. und demgemäß entsprechen sie der betheiligten Wirbelzahl. Ich möchte darin die Erhaltung eines primitiven Zustandes erblicken, *welchen die Flossenträger im Zusammenhang mit den Wirbelbogen* aufweisen, während er dorsal, wohl mit der Differenzirung der primitiven Flossenbildung am Rücken sich aufgelöst hat. *Terminale Verbreiterung* der den unteren Flossenlappen tragenden ventralen

Dornfortsätze ruft eine *dorsale Krümmung des Endes der Wirbelsäule* hervor, wie es bei manchen Haien sehr deutlich ausgeprägt ist (Lamna). Dann ist das eigentliche Schwanzende in den oberen Flossenlappen einbezogen, welcher, oberflächlich betrachtet, dem unteren gleichwerthig erscheint (äußere Homocerkie). Dass damit auch functionelle Änderungen erfolgt sind, ist selbstverständlich.

Diese Aufwärtskrümmung des Endes der Schwanzwirbelsäule von der mächtigeren Entfaltung der den unteren Lappen der Schwanzflosse tragenden Stücke geleitet, herrscht auch bei der Mehrzahl der *Ganoiden*, während die *Crossopterygier* noch Diphyocerke sind. Aber in so fern besteht doch auch bei diesen ein Fortschritt, als die Schwanzflosse von den benachbarten, aus der primitiven Flosse hervorgegangenen Abschnitten gesondert sich darstellt, wenn auch bei fossilen Formen alle Übergänge zu der Urform bestehen. Bei den Knorpelganoiden ist die Fortsetzung der Wirbelsäule in den oberen Abschnitt der Flosse noch völlig ausgeprägt (Fig. 150), aber wie schon bei manchen Crossopterygiern der ventrale Theil der freien Flossen ein Übergewicht über den dorsalen gewinnt (Osteolepis), so kommt er allmählich zur Alleinherrschaft (*Lepidosteiden*) und die noch bei den heterocerken Ganoiden in den oberen Flossenlappen fortgesetzte Wirbelsäule erfährt successive Rückbildung. So folgen bei Lepidosteus dem letzten Wirbel unvollkommene Verknöcherungen eines noch die Chorda umschließenden, terminal sich verjüngenden Knorpelfadens, welcher von Fulcren bedeckt am dorsalen Flossenrande sich hinzieht, und an den vorangehenden Wirbeln bilden die unteren Dornen starke, terminal verbreiterte Träger für das dermale Schwanzflossenskelet. Auch bei Amia zeigt sich ein ähnlicher Zustand, der nur durch einige noch erhaltene dorsale Träger eine tiefere Stellung einnimmt.

Fig. 150.



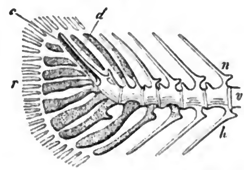
Schwanzwirbelsäule von Acipenser sturio. *ch* Chorda. *t* untere Bogen. *u* unterer Flossenlappen.

Die Ausbildung des ventralen Flossenabschnittes bildet auch bei den *Teleostiern* den Grundzug in der Gestaltung dieses wichtigen Locomotionsorgans, und schon bei der Ontogenese giebt sich in dem frühzeitigen Auftreten der aus unteren Bogen, resp. deren Dornfortsätzen hervorgegangenen Träger des größten Theiles der Schwanzflosse das nächste Causalmoment für die Aufwärtskrümmung des Endes der Wirbelsäule kund. Bei manchen kommen an dem gekrümmten Abschnitte noch einzelne Wirbel zur Sonderung (Fig. 152 *A*, Salmoniden), während bei anderen solches nicht mehr deutlich sich ausprägt (Fig. 151, Cyprinoiden). Die Chorda erstreckt sich noch wie bei Ganoiden über den letzten Wirbelkörper hinaus fort (Fig. 151 *c*), und erfährt hier mancherlei Veränderungen vorzüglich

durch in ihrer Umgebung auftretende Skelettheile. Solche sind in Fig. 152 *A* bei *s* zu sehen. Eine größere Ossification, die mit dem letzten Wirbel in Zusammenhang tritt, oder von ihm ausgeht, erhält sich bei dem Untergange der Chorda selbst bei vielen Teleostiern als *Urostyl* (Fig. 152 *B*, *us*). Die an der Schwanzflosse zu Flossenträgern gewordenen unteren Bogen stellen mit ihren Dornfortsätzen entsprechenden plattenartigen Enden ein massives Stützwerk der Flosse her. Eine Reduction der Zahl dieser Flossenträger ist stufenweise verfolgbar. Sie gründet sich nicht sowohl auf Concrescenzen, als auf einen Wettbewerb zwischen den einzelnen Platten, welcher einzelne zur Ausbildung, andere zur Rückbildung führt. So tritt allmählich an die Stelle mehrerer unterer Platten (Fig. 152 *A*, *sp''*) eine einzige (*B*, *sp''*) und für die oberen letzten erscheint der gleiche Process (*A*, *B*, *sp'''*), der mit dem Verschmelzen dieser Stücke mit dem letzten Wirbel abschließt. Auch in eine einheitliche Endplatte der Wirbelsäule kann der dargestellte Stützapparat der Flosse übergehen, und in vielen Einzelheiten ergeben sich auch hier in den verschiedenen Abtheilungen der Teleostier zahlreiche Modificationen. In manchen Gruppen der Teleostier kommt es nicht zu dieser Umgestaltung des Wirbelsäulenendes und es walten hinsichtlich der Schwanzflossen primitivere Verhältnisse, welche wohl als Rückschläge aufzufassen sind (Muraenoiden, Blennioiden, Pleuronectiden, manche Gadiden).

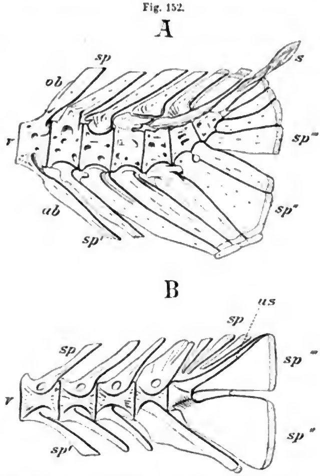
Diese den Fischen einen unendlichen Reichthum von

Fig. 151.



Ende der Schwanzwirbelsäule eines jungen Cyprinoiden. *v* Wirbelkörper. *n* obere, *h* untere Bogen (die knorpeligen Theile sind durch Punktirung ausgezeichnet). *c* Ende der Chorda. *d* deckende Knochenlamelle. *r* Anfang der Knochenstrahlen des Dermalskelets der Schwanzflosse.

Fig. 152.



Ende der Schwanzwirbelsäule *A* von Thymallus vexillifer, *B* von Cottus gobio. *v* Wirbelkörper. *ob* obere, *ub* untere Bogen. *sp* obere, *sp'* untere Dornfortsätze. *sp''*, *sp'''* Träger der Schwanzflosse. *s* Chordaende. *us* Urostyl. (Nach TH. LOTZ.)

Einrichtungen zutheilenden Stützgebilde der senkrechten Flossen sind bei den Amphibien verschwunden, obwohl noch Allen in frühen Entwickelungsstadien, bei einem Theile (vielen Urodelen) sogar bleibend, ein, den ursprünglichen Zustand dieser Bildungen wiederholender Flossensaum zukommt, der am Schwanze sogar eine bedeutende Ausdehnung gewinnen kann.

Bei den Reptilien sind nur noch Andeutungen des senkrechten Hautsaumes wahrnehmbar in medianen, am Rücken sich erhebenden Duplicaturen, die auch auf den Schwanz fortgesetzt sein können (manche Lacertilier), hier aber eine völlig andere functionelle Bedeutung besitzen. Dagegen bestand bei den Ichthyosauriern eine dorsale Flossenbildung; welcher Art ihre Stützgebilde waren, ist unbekannt. Mit der terrestren Lebensweise fehlt die Einrichtung gänzlich, wie sie denn ebenso den höheren Classen abgeht, denn das bei manchen Cetaceen erscheinende senkrechte Flossengebilde ist als eine erst innerhalb der Ordnung erworbene Organisation zu beurtheilen. Das gilt auch von der horizontalen »Schwanzflosse« dieser Säugethiere wie der Sirenen.

Bei der Beurtheilung der *Herkunft der inneren Stützgebilde* der unpaaren Flossen ist nicht aus dem Auge zu verlieren, dass nirgends mehr wirkliche Anfangszustände klar vorliegen, und dass es auch hier gilt, solche durch die Vergleichung zu erschließen. Die Theile da, wo sie sich gerade finden auch *ursprünglich* da entstanden anzunehmen, wenn die Ontogenese sie daselbst auftreten sieht, kann nicht befriedigen, zumal dasselbe Gebilde in einem Falle da, in dem anderen dort liegt. Dann würden solche Gebilde nichts Gemeinsames besitzen. Die Forschung, welche zu einem wissenschaftlichen Ziele führen soll, hat desshalb ihr Augenmerk auf solche Zustände zu richten, in denen für die verschiedenen Befunde ein *gemeinsamer Ursprung* sich ergiebt. Wenn wir die Knorpelstrahlen der Schwanzflosse von Petromyzon vom Rückgrat ausgehen sehen, während die Knorpelstützen der Rückenflosse isolirte Theile sind, liegt *mehr* Grund vor, die letzteren als ursprünglich vom Rückgrat aus entstanden »anzunehmen«, als in den Strahlen der Schwanzflosse gleichfalls ursprünglich getrennte Theile zu sehen, die sich mit dem Rückgrat erst secundär verbunden hätten! Letzteres ist ontogenetisch zu widerlegen, ersteres kann ontogenetisch bis jetzt nicht begründet werden. Da aber in beiderlei Knorpelbildungen gleichwerthige Theile vorliegen, muss es gestattet sein, für jene, die ihre Herkunft nicht mehr offenbaren, denselben Ursprung »anzunehmen«, wie er an den anderen sich erwiesen hat.

Bei den *Selachiern* zeigt die außerordentliche Mannigfaltigkeit im Verhalten der Flossenträger, die bei manchen, in die Flosse sich erstreckend, auch Flossenstrahlen sind, die bedeutende Divergenz an, welche es verbietet, in diesen Befunden primitive Einrichtungen zu sehen. Wenn wir aber dies Gebilde in der Regel dreigliederig sehen und es bei den Ganoiden (Acipenser) noch zweigliederig finden, während bei Teleostiern die Flossenträger nur aus einem Stücke bestehen, so giebt sich darin eine fortschreitende Vereinfachung kund, welche mit der bereits bei Stören begonnenen Ossification in Connex zu stehen scheint, indem der knöcherne Träger die Function der mehrfachen knorpeligen Glieder übernimmt. Der Process der Ablösung der Flossenträger von der Wirbelsäule, die noch bei den Dipnoern den Zusammenhang bot, kann als der Ausgangspunkt für die mannigfaltigen Sonderungszustände betrachtet werden, welche an der dorsalen und auch der ventralen Strecke der primitiven Flosse sich darstellen. Hierher gehört die Vereinigung einer größeren Trägerzahl in einer Dorsalflosse, wie bei manchen Haien. Auch die

Wanderung eines Theiles der Rückenflosse auf den Kopf bei manchen Teleostiern (einigen Pleuronectiden, Coryphaeniden) leitet sich von jenem Freiwerden ab. Xenacanthus trug einen Stachelstrahl am Kopfe. Einige Flossenstrahlen sitzen auch bei Lophius dem Cranium auf, und bei Echineis erscheint die auf dem Kopfe befindliche Haftscheibe aus einer Umbildung der Rückenflosse ableitbar (G. BECK, Die Haftscheibe der Echeneis remora. Diss. Schaffhausen 1879).

In den vielen Specialisirungen des *secundären Flossenskelets* nehmen jene der Stachelstrahlen eine hervorragende Stelle ein. Wie solche bei den Selachiern am Vorderrande der Rückenflossen, vielleicht aus einer Schutzvorrichtung hervorgegangen, sich ausbilden, so nehmen sie auch bei Teleostiern den vorderen Abschnitt der Rückenflosse ein. Der erste zeichnet sich durch mancherlei Zähnelungen aus, zuweilen auch durch Größe, und seine Articulation mit dem Träger kann zu einem »Sperrgelenk« vervollkommnet sein. Auch viele andere Specialisirungen greifen hier Platz. (O. THILO, Die Sperrgelenke an den Stacheln einiger Welse etc. Diss. Dorpat 1879, in Morph. Jahrb. Bd. XXIV.) Über die zur *Fettflosse* degradirte Rückenflosse s. auch LA VALETTE ST. GEORGE, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII. W. SÖRENSEN, Om Lydorganer hos Fiske. Kjøbenhavn 1884.

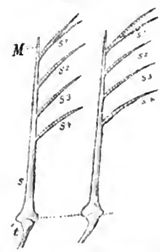
Fig. 153.



Zwei Strahlen der Afterflosse von Xenacanthus Decheni. (Nach FRITSCH.)

Von bemerkenswerthen Verhältnissen der *Flossenstrahlen* führe ich noch deren Ramificationen bei *Xenacanthus* auf. Die sowohl wegen ihres Vorkommens innerhalb des Selachierstammes als auch durch die bestehende Ossificirung höchst auffallende Erscheinung ist vielleicht als eine zur Weichstrahlbildung führende Einrichtung anzusehen. Auch an der Afterflosse, die hier erscheint, besteht eine ähnliche Bildung (Fig. 153). Ganz anders ist der Bau der Rückenflosse von *Polypterus* zu beurtheilen, in welchem Stachelstrahlen hinterwärts mit einer Anzahl kleinerer Knochenstäbchen (Flösselstrahlen) besetzt sind, welche innerhalb der Flossenmembran bis gegen den nächsten Strahl sich erstrecken. Aus dem Verhalten des letzten Strahls ergiebt sich die Deutung des Ganzen. Die vom letzten Strahl ausgehende Flossenhaut erstreckt sich continuirlich zur Caudalflosse, und in diesem Abschnitte befinden sich die Flösselstrahlen, zum Theil in gleicher Richtung wie die Strahlen der Schwanzflosse. Sie erscheinen damit als Flossenstrahlen, welche des Zusammenhanges mit Trägern entbehren und in einer Anzahl je einem stärkeren Strahl zugetheilt sind, der damit als ihr Träger fungirt. Jedenfalls besteht kein Grund, die Flösselstrahlen als Sonderungen des Flösselstammes zu betrachten.

Fig. 154.



Zwei Rückenflossenstrahlen von Polypterus bichir. *t* Träger. *s* Strahl. s^{1-4} Flösselstrahlen.

Dass bei der Umwandlung des Skelets der Schwanzflosse der Teleostier in die heterocerke Form dem Gefäßsystem eine Rolle zukomme, könnte man aus einer Blutgefäßquaste schließen, welche bei manchen Teleostiern dem Schwanze ventral zugetheilt ist. Sie liegt, wie bekannt, an der Stelle des bedeutenderen Wachsthums. Die Einrichtung zielt auf eine Recapitulation der vorausgegangenen Zustände ab, in welchen ein langsamerer Weg zu bestehen scheint. In der Ontogenese von

Acipenser und von Lepidosteus ist eine solche Betheiligung des Gefäßsystems nicht angegeben worden. Für Lepidosteus ist interessant, dass die Anlage der späteren Flosseneinrichtungen noch beim vollen Bestehen der primitiven Hautflosse in derselben auftritt (BALFOUR und PARKER).

Die aus der Sonderung der Flossenträger hervorgehende Bildung eines oberen (Fig. 151 *A, sp'''*) und eines unteren Abschnittes (*sp''*), deren jeder aus einer verschieden großen Anzahl von Trägern sich darstellen kann, entspricht der Theilung der Schwanzflosse in zwei meist gleich große Lappen (äußere Homocerkie), wie sie bei der Mehrzahl der Teleostei besteht. Sie ist aber auf das heterocerke Schwanzskelet gegründet, welches auch bei der äußeren Homocerkie, wie wir sahen, vorkommt.

J. HECKEL, Sitzungsber. der Wiener Acad. Math.-Naturw. Cl. Bd. V. HUXLEY, Microscop. Journal. Vol. VII. KÖLLIKER, Über das Ende der Wirbelsäule der Ganoiden und einiger Teleostier. Leipzig 1860. A. AGASSIZ, Young Stages of osseous Fishes. Mem. of the Mus. of comp. Zoology. Vol. XIV. TH. LOTZ, Über den Bau der Schwanzwirbelsäule der Salmoniden etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIV. MIVART, On the fins of Elasmobranchs (op. cit.).

Von den Rippen.

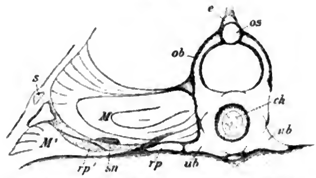
§ 93.

Bei der Wirbelsäule musste bereits Einiges über die Skelettheile erwähnt werden, welche als *Rippen* unterschieden mit ihr im Zusammenhange stehen. Bei *Cyclostomen* sind solche Gebilde noch nicht vorhanden, und erst bei den Gnathostomen ergeben sie sich in verschiedener Ausbildung, allen Abtheilungen zukommend, und an mancher Neugestaltung des Skelets betheiligt. Als anfänglich knorpelige Theile beginnen sie der Stützfunction zu dienen und Beziehungen zur Muskulatur zu erlangen, durch ihre Entfaltung in die Bindegewebssepta der Seitenrumpfmuskeln. Wie die knorpeligen Bogenanlagen der Wirbelsäule selbst in jenen bindegewebigen, die primitiven Muskelmassen des Rumpfes abgrenzenden Scheidewände sich entfalten, und ebendahin ihre Fortsätze entsenden, so besteht auch bei den Rippen ein ähnliches Verhalten, welches zu jener Beziehung zur Muskulatur führt.

Ihren Ausgangspunkt nehmen die Rippen von den unteren Bogen der Wirbelsäule. Von diesen kommen zwar schon den *Holocephalen* die Anfänge zu, allein es kommt nicht zur Bildung von Rippen, die sich bei den *Selachiern* anlegen. Am Rumpfe nehmen die unteren Bogen (die hier als Parapophysen sich darstellen) eine Strecke weit an der Begrenzung der Leibeshöhle Theil, dann schließen sich an sie Knorpelstücke an, die ebenfalls noch in der Cölomwand liegen, die Rippen (Fig. 155 *rp*). Diese ergeben sich in sehr verschiedenartiger Ausbildung. Bei den meisten bleiben sie kurz, bei anderen (z. B. den Scyllien) verlängern sie sich, und dann gelangt ihre Fortsetzung in die Rumpfwand, wo sie in dem Septum zwischen dorsaler und ventraler Seitenrumpfmuskulatur verläuft (GOETTE). In Fig. 155 zeigt sich auf dem Schnittbilde dieser Verlauf an der benachbarten Rippe dargestellt (*rp'*). Anfangs ist der Anschluss an das Horizontalseptum dorsal, weiter nach außen wird er ventral, so dass die resp. Strecken der vertikalen

Septen jeweils mit den Rippen zusammentreffen. Die Rippe hat also hier die Cölomwand verlassen, der sie im Beginne gefolgt war, und da sie auch dem vertikalen Septum intermusculare folgt, hat sie engere Beziehungen zur Muskulatur erlangt. Weiter caudalwärts wird die vom Bogenstücke ausgehende in der Begrenzung der Leibeshöhle befindliche Strecke der Rippe immer kürzer und schließlich erstreckt sich die im Ganzen kürzer gewordene Rippe direct zwischen die Muskulatur. Am Schwanze kommen keine Rippen zur Sonderung und hier treten die unteren Bogen zur Umschließung des Caudalcanals zusammen, d. h. sie setzen sich hier medial und abwärts fort.

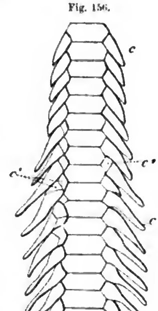
Fig. 155.



Querschnittstück durch den Rumpf von einem reifen Scyllium-Embryo. *ch* Chorda. *ob* obere, *ub* untere Bogen. *M*, *M*[1] Muskulatur. *rp*, *rp'* Rippen. *sn* Nervus lateralis. *s* Seitencanal. *os* oberes Schlussstück. *e* elastisches Längsband. (Nach GOETTE.)

Die Anfügung der Rippen an dem unteren Bogen, welcher eine Parapophyse vorstellt, muss die Vorstellung erzeugen, dass die Anlage der Rippe hier entstanden sei, wie dieses auch die ontogenetische Erfahrung bestätigt. Danach sind die Rippen keine etwa weiter von ihrer späteren Anlagestelle entstandenen, erst secundär mit den Wirbeln in Verbindung getretenen Skelettheile, sondern sie nehmen unmittelbar am unteren Bogen ihren Ausgang und bei der ersten Sonderung ihres Knorpels trifft sich das spärliche Zwischengewebe ebenso in den letzteren, wie in den Knorpel des Bogens fortgesetzt. Auf Grund dieser Beziehungen habe ich die Rippen als »*Abgliederungen von der Wirbelsäule*« aufgefasst, und betrachte sie als Gebilde, die ihr Material von dem die unteren Bogen herstellenden Material beziehen, und die ursprünglich, vor erlangter Beweglichkeit, Fortsätze unterer Bogen vorstellten. Der phylogenetische Process dieser Sonderung ist noch in einem Theile in der vorerwähnten geweblichen Continuität der Anlage erkennbar.

Fig. 156.

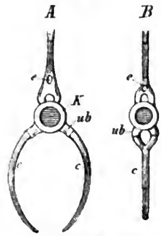


Vorderer Theil der Wirbelsäule von Squatina vulgaris, in ventraler Ansicht. *c* Rippen. *c*[1] Knorpelstücke an der Basis der Rippen.

Nicht immer geht das die Rippenanlage vorstellende Knorpelgewebe in die Rippe über, es lässt auch zuweilen kleinere discrete Stücke hervorgehen, welche bald an der Basis der Rippe sich finden, bald in mehr irregulärer Art der Wirbelsäule angeschlossen sind. Fig. 156 stellt einen solchen Befund vor (c^1), welcher zugleich das Rudimentärbleiben einiger Rippen constatirt. Für jene discret gewordenen Knorpelstückchen wird man keine selbständige Bedeutung in Anspruch nehmen, ihr Vorkommen ist aber dennoch lehrreich,

denn man kann sie zum Wirbel oder zu den Rippen rechnen, und wird sie in der Vergleichung mit dem normalen Verhalten als Theile betrachten müssen, welche ihre Entstehung von dem einen oder anderen nehmen und eine Abgliederung von demselben vorstellen.

Fig. 157.

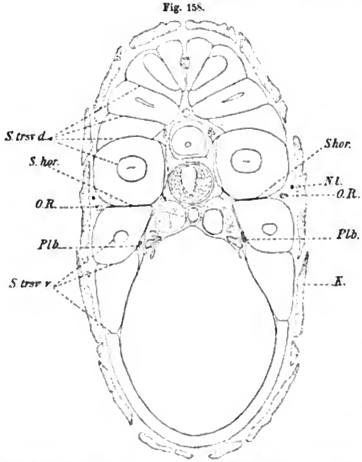


Ceratodus Forsteri. *A* Rumpfwirbel. *B* Schwanzwirbel. *K* Wirbelkörper. *ub* untere Bogen. *c* Rippen. *e* elastisches Band. (Nach Günther.)

Für die Dipnoer ist in der Ossification der Rippen ein Fortschritt gegeben. Sie gehen von den unteren Bogen aus, und ihr Anfang wie ihr Ende erhält sich knorpelig. Sie umgreifen am Rumpfe die Leibeshöhle, an deren Ende sie convergiren, um am Schwanze sich terminal je mit der anderseitigen zu einem einheitlichen Stücke zu verbinden, welches als unterer Dornfortsatz noch in zwei Glieder, Träger der Schwanzflosse, sich fortsetzt.

Der wesentlichste Differenzpunkt besteht im Verhalten zur Muskulatur. Bei den Selachiern betten sich die Rippen in das horizontale Muskelseptum, da wo es von den transversalen Septen gekreuzt wird. Bei den Dipnoern folgen sie der Cölomwand, den transversalen Septen, aber doch auch nicht ohne Beziehung zur Muskulatur. Die Differenz des Verlaufs ist so beträchtlich, dass man fragen darf, ob in beiden Formen homologe Zustände vorliegen. Wir wollen die Antwort darauf noch zurückhalten und zuvor noch einen dritten Zustand ins Auge fassen. Er betrifft die Crossopterygier, wo wir schon bei der Wirbelsäule *zweierlei Rippen* erwähnten. Die eine geht von Querfortsätzen des Wirbels aus, wird von diesen getragen und erstreckt sich ins horizontale Muskelseptum, die andere Art geht von unteren Bogen aus und nimmt ihren Weg zu der Cölomwand, am Schwanze, wie bei Dipnoern, in ein in einen Dorn

Fig. 158.



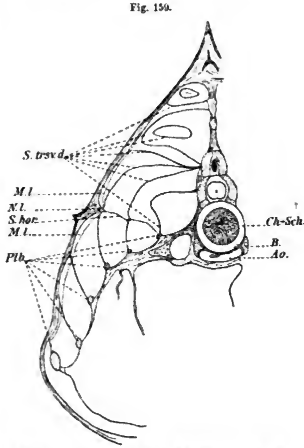
Calamoichthys calabaricus. Querschnitt durch die hintere Rumpfhälfte. 16/1. *S.hor* Horizontalseptum. *S.trsr* Transversalseptum, *r* ventrales, *d* dorsales. *O.R* obere Rippe. *Plb* Pleuralbogen (untere Rippe). *N.l* Nervus lateralis. *K* Knochenplatte. (Nach Göppert.)

auslaufendes Stück übergehend. Mit den *oberen Rippen* (Fig. 158 *OR*) stimmen die Rippen am Rumpfe der Selachier durch ihren Verlauf überein, auch durch ihren Abgang von einem Wirbelfortsatze.

Die oberen Rippen nehmen gegen den Schwanz zu ab und verschwinden an diesem, während die *unteren Rippen* (Pleuralbogen) am Vordertheile des Körpers schwach entwickelt (Polypterus) oder ganz fehlend (Calamoichthys), am Schwanze immer mehr mit dem Verhalten bei Dipnoern übereinstimmen, indem die Rippen terminal sich zu Dornen vereinigen. Mit der Annäherung an den Schwanz kommt für jede untere Rippe eine Parapophyse zur Ausbildung (Calamoichthys), so dass hier je zwei solcher Fortsätze vom Wirbel ausgehen.

Unter den Ganoiden sind die Rippen schon bei den *Chondrostei* größtentheils knöchern und bieten in ihrem Verhalten zur Wirbelsäule bei Acipenser beachtenswerthe Verhältnisse. Die vorderen gehen von ganz kurzen Parapophysen aus. Die folgenden werden von längeren Parapophysen getragen, welche allmählich an die Seite des Wirbels rücken, während die unteren Bogen ventrale Fortsätze zur Umschließung der Aorta entsenden (Fig. 159 *B*), und so findet gegen den Schwanz hin ein Höherrücken der allmählich rudimentär werdenden Rippen statt, bis schließlich nur die Parapophysen bestehen. Es sind somit dieselben Gebilde in den verschiedenen Regionen in geänderter Verbindungsstelle mit der Wirbelsäule. Da die Rippen mit ihrem Rudimentärwerden sich der Umschließung der Leibeshöhle entziehen, und die im Caudalcanal gegebene Fortsetzung jenes Raumes von Theilen unterer Bogen umwandet wird, besteht hier etwas Ähnliches wie bei den Selachiern. Aber in der von der Mehrzahl der Rippen zur Umgrenzung der Leibeshöhle eingeschlagenen Bahn liegt eine Differenz von den Selachiern, mit denen wiederum eine Anzahl der ersten Rippen (s. beim Cranium) darin übereinzukommen scheint, dass sie wenigstens terminal tief zwischen die Muskulatur gelangen. An diesem Abschnitt bietet ihr verstärktes Ende eine Auswärtskrümmung. Dieses Verhalten zur Muskulatur ist aber dadurch von jenem bei Selachiern verschieden,

Fig. 159.



Acipenser ruthenus. 12 cm. Querschnitt durch den vorderen Theil des Rumpfes. *B* Basalstumpf. *Ao* Aorta. *Ch.-Sch* Chordascheide. *M.l* Muskel der Seitenlinie. Andere Erklärungen s. in voriger Figur. (Nach Göppert.)

dass es die unteren Regionen der ventralen Seitenrumpfmuskeln sind, in deren Myocommata Rippen sich einbetten. Die ganze Erscheinung ist eine *Anpassung an äußere Bedingungen*, welche hier durch die Brustflosse gegeben sind. Die Aufkrümmung der Rippen bildet nämlich genau die obere Grenze eines Feldes der seitlichen Rumpfwand, an welche die adducirte Brustflosse sich legt. Mit der Krümmung der Rippen erhält die Brustflosse Spielraum für adductorische Bewegung. Es ist somit in jenem Rippenbefunde keine fundamentale Verschiedenheit ausgedrückt.

Bei den Knochenganoiden stehen *Lepidosteus* und *Amia* in ziemlich einander ähnlichen Verhältnissen. Bei dem ersteren sind die Rippen am Rumpfe im Umfange der Leibeshöhle angeordnet, von Parapophysen getragen, während dieselben Gebilde, wie bei den Dipnoern, am Schwanze convergiren und sich von beiden Seiten her zu einem unpaaren Skelettheile vereinigen. Bei Amia und Lepidostens nehmen die letzten Rippen an Länge ab, und entspringen von sehr kurzen Parapophysen, während der am Schwanze stärker gewordene Rippenkörper direct vom Wirbel abtritt, und in seiner Verbindungsstelle mit dem anderseitigen in das abgegliederte unpaare Stück, den unteren Dornfortsatz übergeht. Bei Lepidosteus ist dieser mit den beiden getrennten Schenkeln continuirlich, und letztere umschließen in beiden Fällen den Caudalcanal. Die genannten Ganoiden besitzen somit, ebenso wie die Dipnoer, die ventralen Fortsatzbildungen der Wirbelsäule in gleichartiger Weise, aber nach den Regionen gesondert, *am Rumpfe stellen sie bewegliche Rippen vor, am Schwanze unbewegliche Hämapophysen*, welche in Dornfortsätze übergehen.

Bei den Knochenfischen bieten sich bezüglich der Rippen außerordentlich variable Verhältnisse, welche zum Theil mit den differenten Befunden der Wirbelsäule selbst im Zusammenhang stehen. Die Rippen folgen in ihrem Verlaufe der Wand der Leibeshöhle und sind von bald mehr, bald minder ausgebildeten Parapophysen getragen. Da die unteren Bogen der Teleostei, wie bereits (S. 237) hervorgehoben wurde, selbständige Fortsätze der Schwanzwirbel sind, die aus einer Lageveränderung der weiter vorn Rippen tragenden Parapophysen hervorgehen, so ist erklärlich, dass auch diese unteren Bogen Rippen tragen können, wie solches bei manchen Teleostei der Fall ist (Elops, Butirinus u. a.).

Die Querfortsätze bieten dabei eine häufig schon am Rumpfe beginnende Trennung von den Rippen in so fern die letzteren nicht mehr von den Enden der ersteren entspringen, und unter fortschreitender Convergenz und Verlängerung jener Fortsätze kommt am Schwanze eine Vereinigung der beiderseitigen zu Stande. Häufig sind die Rippen rudimentär oder fehlen vollständig (Lophobranchier, Gymnodonten, Pediculati, Ostracion u. a.), oder sie zeigen in ihrer Verbindung mit der Wirbelsäule abweichende Verhältnisse.

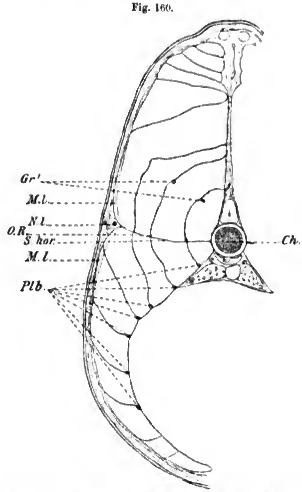
Stimmen hiernach die Teleostei mit den Ganoiden überein, so besteht doch für die Caudalregion eine beachtenswerthe Differenz. Bei Knochenganoiden sind die unteren Bogenbildungen am Schwanze aus Rippen hervorgegangen (und daran schließen sich auch Dipnoer und Crossopterygier), während bei Teleostei nur

die Parapophysen den allmählichen Abschluss des *Caudalcanals* bilden. Somit besteht für letzteren ein dreifacher Zustand:

1. In primitiver Form bildet die knorpelige Hämapophyse den Abschluss (Selachier, Störe).
2. Bei Verkürzung des Cöloms und Minderung der Wirbelzahl treten Rippen in die Umwandung des Canals (Knochenganoiden, Dipnoer, Crossopterygier).
3. Fernere Cölomverkürzung lässt die verknöcherten Parapophysen mit jenem Canal in Beziehung treten, durch welche schließlich ähnliche Dornfortsätze gebildet werden, wie im vorigen Falle deren terminal verschmelzende Rippen (Teleostei).

Die Übereinstimmung der großen Mehrzahl der Fische bezüglich der das Rumpfcölom umgebenden Rippen, lässt jene nicht übersehen, welche einer anderen Disposition folgen, ja dieses Verhalten tritt in jenem Gegensatze recht markant hervor. Es muss die Frage erwecken, ob *das Bestehen von zweierlei Rippen* ein allgemeines war, und dann auch jene nach der Ursache der Erhaltung oder des Verlustes derselben in den verschiedenen Fällen. Wenn wir den Befund bei den Crossopterygiern als den in dieser Hinsicht vollständigsten ansehen, wo die gesammte Muskulatur in Beziehung zu Skelettheilen steht, die aus Fortsätzen von Wirbeln entstanden, so verzeichnet sich bei allen übrigen nur ein Verlust. Den Selachiern fehlen die unteren Rippen, den Ganoiden, Dipnoern und Teleostei die oberen. Nun ist aber aus mancherlei, in der Caudalregion zu Beobachtendem zu schließen, dass *Reste unterer Rippen* vorliegen, so dass deren einstiges Bestehen auch für die Selachier wahrscheinlich wird. Ebenso giebt es auch Andeutungen *oberer Rippen*, wenigstens bei Teleostei, wo sie zwar nicht mehr im Zusammenhange mit Wirbeln, aber doch als Knorpeltheile in einer jenen oberen Rippen entsprechenden Lage vorkommen (Salmo, Clupea, Monacanthus). Wir dürfen daraus den Schluss ziehen,

Fig. 160.



Salmo fario. 5 cm. Querschnitt durch die Rumpfmitte. 12/1. *Gr'* schiefe Rückengräten. *M.l* Muskel der Seitenlinie. *O.R* obere Rippe (Cartilago intermuscularis BRUCH's). (Nach GÖPPERT.)

dass das Vorkommen solch oberer Rippen ein verbreitetes, wenn auch nicht allgemeines war. Für das Schwinden unterer Rippen ist vor Allem die Muskulatur verantwortlich anzusehen. Die Reduction des Volums der ventralen Seitenrumpfmuskeln bei Selachiern kann so im Zusammenhang mit dem Fehlen unterer Rippen betrachtet werden. Bei vielen Teleostiern zeigt sich die Verkümmerung oder das Fehlen unterer Rippen gleichfalls an ein ähnliches Verhalten der Muskulatur geknüpft, wie denn hierbei auch die Stellung der ventralen Muskulatur zur Wirbelsäule von Bedeutung ist (GÖPPERT).

Es ward oben die Entstehung der Rippen aus einer *Abgliederung* dargestellt. Das gilt für beiderlei Rippen und ist für solche auch direct beobachtet. Dass Rippen auch im bereits abgegliederten Zustande ontogenetisch erscheinen, oder sagen wir, dass sie auch selbständig auftreten, soll nicht widersprochen sein. Aber das darf nicht übersehen werden, dass jene beiden Thatsachen erstlich einander nicht aufheben und zweitens sehr verschiedenen Werthes sind. Die eine Thatsache lässt die Rippe da entstehen, wo sie sich findet, aus einer Knorpelbildung von indifferenterem Gewebe, die andere zeigt die Rippe als Theil eines Wirbels, in Continuität mit einem solchen, von dem sie sich unter Wirkung der Muskelaction nach und nach löst. In dem ersten Modus der Genese ist kein Causalmoment zu erkennen, denn es kann doch nicht die spätere Leistung als Ursache gelten; im zweiten Modus kann dagegen schon mit dem Beginn der Vergrößerung eines Wirbelfortsatzes eine Erhöhung der Leistung erkannt werden. Ferner fragt sich's, welcher von beiden Modis als der primitivere zu gelten hätte, so ist doch kein Zweifel daran, dass jener Modus, welcher von der Fortsatzbildung ausgeht, den primitiveren vorstellt. Was will nun, dem gegenüber, die selbständige Genese? Wir gönnen ihr ihre Existenz und könnten uns sogar darüber freuen, dass hier ein Skelettheil aus seinen angestammten Banden sich gelöst hat, aber wir müssen auch verlangen, dass dem anderen desshalb nicht die Berechtigung abgesprochen werde, für die Phylogenese wichtig zu sein, was für die erstere nicht gesagt werden kann.

Wenn wir als Rippen ursprünglich knorpelige Skelettheile ansehen, so scheiden sich damit andere Stützgebilde der Stammesmuskulatur, für deren Genese kein knorpeliges Stadium beobachtet ist. Sie werden als *Fleischgräten* unterschieden, und können auch mit den Wirbeln synostosirt sein. Ihre Anordnung folgt den transversalen Zwischenmuskelbändern, theils der dorsalen, theils der ventralen Stammesmuskulatur (vergl. Fig. 160 *Gr'*). Aber auch im horizontalen Muskelseptum kommen solche, nicht mit oberen Rippen zu verwechselnde Grätenbildungen vor, und können außer innigem Zusammenhange mit der Wirbelsäule sogar Verbindungen mit dem Hautskelet erlangen (Lophobranchier).

Die Fleischgräten treten später als die Rippen auf, von ihrem außerordentlich mannigfaltigen Verhalten sei nur deren nicht seltene terminale Gabelung erwähnt, sowie der zuweilen sehr bedeutende Umfang, worin sie sogar die Rippen übertreffen können (Thynnus).

Der gesammte, in den Rippen bestehende Stützapparat lässt viele Punkte noch fraglich, aber die früher (1876) von mir bestrittene Differenz unterer und oberer Rippen (GOETTE) dürfte vorzüglich durch die Crossopterygier gesichert sein. Es ist beachtenswerth, dass von den unteren Rippen keine Entwickelungszustände erhalten sind. Ganoiden, Dipnoer, Teleostei zeigen sie nur in vollster Ausbildung, während

sie bei den Crossopterygiern eher den regressiven Weg betreten zu haben scheinen. Aus jener Verbreitung ergiebt sich das Bestehen eines sehr alten Zustandes, welchem in den oberen Rippen der Selachier ein jüngerer entgegensteht. Ob ihm der andere voranging, ist nicht ermittelt.

Bei der Prüfung der beiderlei Rippenbildungen ist nicht zu übersehen, dass sie von der *gleichen Fortsatzbildung* im Wirbelkörper ausgehen und dass darin etwas *Gemeinsames* nicht zu verkennen ist, freilich nicht so viel, dass man sie für homolog halten dürfte. Wenn einmal Crossopterygier Gegenstand ontogenetischer Forschung geworden sind, wird der primitive Zustand festzustellen sein, und damit, ob, wie es scheint, die unteren Rippen (Pleuralbogen) die ersten waren. Deren Parapophysen dürften, nach Abgliederung der unteren Rippen und unter veränderter Stellung der Wirbel zur Muskulatur, dann die oberen Rippen hervorgebracht haben.

Für die Bildung knöcherner Skelettheile aus knorpeligen Vorläufern ist eine Beobachtung von B. Grassi von Bedeutung. Dieser Forscher nahm wahr, dass die Knorpelanlage einer Rippe hin und wieder nicht continuirlich besteht; dass eine Strecke des Knorpels abschließt und in einiger Entfernung von einer zweiten, discreten Knorpelpartie gefolgt ist, welche mit der ersten zusammen von der knöchernen Scheide umschlossen wird. Erst der Knochen verbindet die getrennten Knorpel zur einheitlichen Rippe. Es entstehen also hier distal nach dem späteren Erfolge zur Rippe gehörende Knorpelpartien in scheinbar selbständiger Weise. Man wird sagen, das seien nur secundär selbständig gewordene Gewebstheile, die im Keime aus dem Verbande mit der proximalen Anlage getreten seien. Gewiss ist es nichts Anderes. Aber ist das nicht der nämliche Vorgang, wie er auch für andere aus Abgliederungen entstandene Skelettheile ontogenetisch sich darstellt? Dieser bei Cyprinoiden an hinteren Rippen sehr verbreitete Vorgang kann sich an einer Rippe mehrmals wiederholen. Er mahnt zur Vorsicht bei der Beurtheilung der sogenannten »selbständigen« Skeletgebilde.

F. M. Balfour and W. N. Parker, On the Structure and Development of Lepidosteus. Philos. Transact. Vol. CLXXIII. Part II. London 1882. F. M. Balfour, Elasmobranch Fishes. London 1878. G. Baur, Über Rippen und ähnliche Gebilde und deren Nomenclatur. Anat. Anz. Bd. IX. Nr. 4. C. Bruch, Vergleichend-osteologische Mittheilungen. III. Über eigenthümliche Anhänge der Fischwirbel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI. L. Dollo, Sur la Morphologie des Côtes. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique. T. XXIV. pag. 1. Paris 1892. Derselbe, Sur la Morphologie de la Colonne vertébrale. Ibidem. T. XXV. pag. 1. Paris 1893. C. Gegenbaur, Die Entwickelung der Wirbelsäule des Lepidosteus, mit vergleichend-anatomischen Bemerkungen. Jen. Zeitschr. Bd. III. A. Goette, Beiträge zur vergl. Morphol. des Skeletsystems der Wirbelthiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV u. XVI. B. Grassi, Lo sviluppo della colonna vertebrale ne' pesci ossei. Atti della R. Accademia dei Lincei 1882—1883. B. Hatschek, Die Rippen der Wirbelthiere. Verhandlungen der Anat. Gesellschaft auf der dritten Versammlung. Ergänzungsheft zu: Anat. Anz. IV. 1889. August Müller, Beobachtungen zur vergl. Anat. der Wirbelsäule. Arch. f. Anat. u. Phys. 1853. Johannes Müller, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1834—1845. C. Rabl, Theorie des Mesoderms. Fortsetzung. Morphol. Jahrb. Bd. XIX. C. Scheel, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Teleostierwirbelsäule. Morphol. Jahrb. Bd. XX. Hauptarbeit: E. Göppert, Unters. z. Morphologie der Fischrippen. Morph. Jahrb. Bd. XXIII.

§ 94.

Die Rippenbildungen der **Amphibien** zeigen sich bei der Mehrzahl der lebenden Formen in einer, in Vergleichung mit Fischen (Dipnoern, Ganoiden und

Teleostei) nur geringen Entfaltung, so dass wir zur Gewinnung eines Urtheils über das Maß der Ausbildung dieser Skelettheile im Amphibienstamme einen Blick auf fossile Formen werfen müssen. Wenn wir auch aus den erhaltenen Knochentheilen zu keinem Schluss auf die ganze etwa durch Knorpel vervollständigte Rippe berechtigt sind, so bieten doch viele Befunde wichtige Anhaltepunkte dafür, dass hier in Vergleichung mit niederen Zuständen nichts absolut Neues besteht. Unter den *Stegocephalen* begegnen wir schon bei manchen Leptospondylen (Keraterpeton, Seeleya u. a.) recht ansehnlichen Rippen am Rumpfe, und mächtige Rippen sind bei Labyrinthodonten erhalten. Alle bedeutenderen Rippenbildungen lehren durch ihre Krümmung, die sich deutlich nach der Fläche zeigt, *dass die Rippe zur Umschließung der Leibeshöhle diente.* Kürzere Rippenbildungen können wohl in ähnlichem Verhalten, wie Selachier darstellten, angesehen werden. Doch sind auch bei solchen noch gekrümmte Formen vorhanden (Hylonomus, Petrobates). Bezüglich der Verbindung der Rippen mit der Wirbelsäule deutet das proximale Ende der Rippen bei Stegocephalen auf beachtenswerthe Verschiedenheiten. Bald erscheint es einfach, bald verbreitert, bald getheilt, die beiden letzten Zustände sogar an einem und demselben Thiere vorhanden (Discosaurus, CREDNER). Aus Allem geht bei den untergegangenen Amphibienformen eine bedeutende Mannigfaltigkeit der Rippenbefunde hervor. Sie entspricht wieder der bedeutenden Divergenz des Amphibienstammes, von welchem nur geringe Reste in den lebenden Formen erhalten sind.

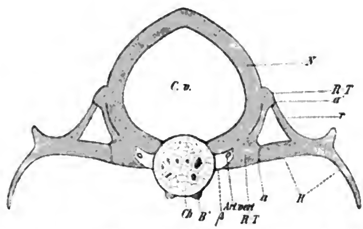
Bei den lebenden *Amphibien* kommt keine mächtigere Ausbildung der Rippen mehr vor, wenn sie auch bei den *Urodelen* noch allgemein verbreitet sind, und in der Regel allen Rumpfwirbeln, mit Ausnahme der ersten, zugetheilt erscheinen.

Wie an den Wirbeln Anschlüsse an das Verhalten bei Fischen bestanden, so ergeben sich jene auch an den Rippen, welche einmal von einem Querfortsatze eines Wirbels ausgehen, und zweitens innerhalb des horizontalen Muskelseptums lagern. In beiden Punkten besteht eine Übereinstimmung mit Selachiern, und so sind sie denn auch als Homologa oberer Fischrippen zu erachten. In dem Anschluss an den Wirbel erscheint aber eine nicht unbeträchtliche Veränderung, wenn auch ein primitives Verhalten noch bei manchen Stegocephalen erkennbar war, und jene Veränderung ergiebt zugleich in ihrem ontogenetischen Ablaufe einen Einfluss auf die Wirbelstructur.

Bei *Urodelen* scheint die größere Complication nachweisbar, welche wohl schon bei Stegocephalen sich eingestellt hatte. Von dem Querfortsatze aus erstreckt sich eine Knorpelwucherung zum oberen Bogen, an dessen Außenseite sie sich mehr oder minder weit fortsetzt. Wenn der Querfortsatz den ventralen Theil des »Rippenträgers« vorstellt, so entspricht jene Knorpelwucherung einem dorsalen. Dieser wird aber nur scheinbar zu einem Theile des oberen Bogens, denn eine Ossificationsschicht über dem Knorpel des letzteren lässt den Zuwachs als vom Bogen getrennt, als ihm fremd wahrnehmen (Fig. 161). Der dorsale Theil des »Rippenträgers« geht aber erst im Verlaufe des ventralen, oder des Querfortsatzes, von diesem ab, so dass eine Lücke bleibt zwischen Wirbelkörper (Chorda),

Anfang des oberen Bogens und Rippenträger. Sie bildet den Weg für die Vertebralarterie. Während dieses Verhalten die *Perennibranchiaten* (Menobranchus) auszeichnet, leitet sich davon ein anderer Zustand ab. Er ist bei *Caducibranchiaten* vertreten. Der Anfangstheil des Querfortsatzes ward immer mehr reducirt, je mehr der distale Theil des letzteren durch Entfaltung des dorsalen Abschnittes des Rippenträgers seine Stütze am oberen Bogen empfängt (Fig. 161). So bildet allmählich jene Querfortsatzstrecke eine dünne Spange, welche schließlich gar nicht mehr durch Knorpel gebildet wird, sondern erst mit der Ossification entsteht (Salamandrinen, Fig. 161). Die Änderung verlegt für die Rippenverbindung den Schwerpunkt *auf den oberen Bogen* (Göppert).

Fig. 161.

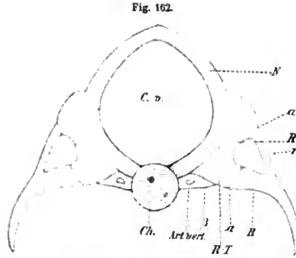


Querschnitt durch den 4. Rumpfwirbel von Salamandra maculosa. Neugeborene Larve. *N* oberer Bogen. *B'* Reste unterer Bogen. *R-T* Rippenträger. *a, a'* Rippenverbindung. *R* Rippe. *r* obere Spange derselben. *β* Knochenspange. (Nach E. Göppert.)

Die neue Verbindung erhält sich auch bei *Anuren* und *Gymnophionen*, indem bei beiden der Querfortsatz seine primitive Lage verändert hat, und nahe am Ursprung des oberen Bogens oder sogar von letzterem selbst ausgeht.

Im Anschluss bietet die Rippe bei *Urodelen* und *Gymnophionen* eine Gabelung, indem zu dem mit dem Querfortsatze angefügten Theile der Rippe noch eine vom oberen Bogen kommende Spange tritt, oder, so kann man auch sagen, die Rippe theilt sich nach jenen beiden Verbindungsstellen (Fig. 161). Menobranchus zeigt die obere Rippenspange nicht vollständig zum Träger gelangt. Ein Bandzug ergänzt das Fehlende. Ob darin ein Anfangs- oder ein Reductionsbefund liegt, lassen wir unerörtert, und legen darauf mehr Gewicht, dass andere Urodelen die Spange vollständig besitzen (z. B. Salamandra, Triton). Bei den Urodelen ist es die dorsale Rippenträgerportion, an welche die Rippe angefügt ist,

Fig. 162.



Querschnitt durch den 2. Rumpfwirbel einer Larve von Triton alpestris (23 mm L.). Bezeichnungen wie in voriger Figur. (Nach E. Göppert.)

bei Gymnophionen der vordere Gelenkfortsatz. Wie die doppelte Verbindung zu Stande kam ist nicht sicher zu ermitteln. Wahrscheinlich ist, dass sie aus einer Verbreiterung einer ursprünglich einfachen Verbindung entsprang. Dafür spricht auch das Verhalten der Sacralrippe, welche schwachgetheilt an einen ebenso getheilten Querfortsatz stößt.

Die vertebrale Doppelverbindung ist übrigens nicht allen Rippen gemein, und schon manche Urodelen zeigen gemischten Befund, indem die Verbindungen nach hinten zu einfachere werden, und andere tragen alle Rippen an einfachem, aber basal durchbohrtem Querfortsatz (Menopoma, Cryptobranchus). Mit der Gabelverbindung der Rippe hat dieselbe eine größere Festigung im vertebralen Anschlusse erworben, die Bewegung nach oben und unten bleibt ausgeschlossen, indem sich nur jene nach vorn und hinten erhält. Dass von solchen Rippen die erste Brustbeinbildung ausging, kann wohl angenommen werden.

Die Rippen selbst nehmen ihren Verlauf im Horizontalseptum, da wo ein transversales Septum es kreuzt, und nehmen dabei distal eine ventrale Richtung an. Das Ende bietet oftmals eine gabelige Theilung, wobei der eine Ast eben der in die ventrale Muskulatur eingebettete ist (Fig. 161). Sehr wenig umfänglich sind die Rippen der meisten *Anuren*, sie können auch theilweise fehlen, wogegen der sie tragende Querfortsatz eine bedeutende Länge besitzt. Häufig kommen sie nur wenigen Wirbeln zu (Pipa, s. Fig. 132).

Ob die nur zu geringer Länge gelangenden Rippen der lebenden Amphibien auf dem Wege der Ausbildung oder auf jenem der Reduction sich befinden, ist nicht schwer zu beantworten, da vielerlei Umstände für Rückbildung sprechen. Erwähnt sei davon nur die größere Länge der Sacralrippe, gegen die ihr vorangehenden oder folgenden. In der Sacralrippe hat sich in der größeren Länge durch die Iliumverbindung ein Zustand erhalten, welcher in der Umgebung verschwunden ist (GÖPPERT). Eine andere Thatsache liegt im Bestehen eines Sternums, welches bei den Amnioten allgemein aus Rippen entstehend, die einstmalige Existenz bis zur ventralen Medianlinie reichender Rippen nothwendig voraussetzen lässt. Dass die Reduction der Rippen mit Veränderungen im Bereiche der Seitenrumpfmuskeln verknüpft war, dürfte sehr wahrscheinlich sein.

Am Schwanze können die Rippen bei Urodelen noch eine Strecke weit fortgesetzt sein, während untere Bogen selbständig vorhanden sind.

Die proximale und distale *Gabelung* mancher Urodelenrippen, sowie das Bestehen dieser entsprechenden Furchen hat zur Annahme einer Genese aus zweierlei Rippen verleitet (GOETTE). Die Ontogenese weist nichts davon nach und die Lage der Rippen zu den Muskeln hat sie nur als den oberen der Fische entsprechend erkennen lassen. Jene Gabelung besitzen auch die Knorpelreste oberer Rippen bei Clupeiden.

Im Verhalten der Rippen zu ihren Trägern ist auch für die Amphibien die »*Abgliederung*« durch zahlreiche Beobachtungen erkannt worden.

Bei *Pleurodeles Waltlii* enden die Rumpfrippen in eine feine knöcherne Spitze, welche in einen subcutanen Lymphraum reicht (LEYDIG) und unter gewissen Umständen das Integument durchbricht. Da die Durchbrechung sich später wieder schließt, wird das in jenem Verhalten gesehene Besondere der Einrichtung in Ab-

rede gestellt, obgleich das von den freien Enden anderer Amphibienrippen Abweichende doch nicht ohne Bedeutung sein dürfte.

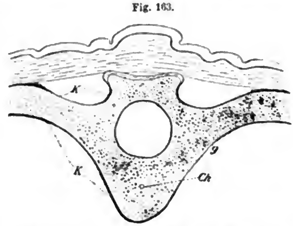
Außer manchen schon bei der Wirbelsäule und bei den Rippen der Fische angeführten Schriften s. C. HASSE u. G. BORN. Bemerk. über die Morph. der Rippen. Zool. Anz. 1879. E. FICK, Zur Entw. d. Rippen und Querforts. Arch. f. Anat. u. Phys. 1879. G. BAUR, Über Rippen etc. Anat. Anz. Bd. IX. C. KNICKMEYER, Über Entw. d. Rippen etc. bei Triton taeniatus. Diss. München 1891. E. GÖPPERT, Morphologie der Amphibienrippen. Morph. Jahrb. Bd. XXII. Festschr. f. GEGENBAUR. Bd. I.

§ 95.

In den Rippen der **Amnioten** ist die bei den Amphibien erreichte Anfügung an den oberen Bogen des Wirbels typisch geworden, aber es treten zwei differente Verhältnisse auf, welche ihre Wurzel jedoch wieder auf die Amphibien zurückführen. Der eine Zustand trifft sich bei den Schildkröten, der andere waltet bei den übrigen Amnioten.

Bei den **Schildkröten** sind Rippen nicht frei erhalten. Am Halse deuten Ossificationspunkte, deren bei der Wirbelsäule gedacht ist, auf das einstmalige Bestehen von Rippen. Am Thorax dagegen finden sich bedeutendere Fortsätze vor, welche in lateraler Richtung ziehend, mit der Rückenschale in Zusammenhang stehen. Die knorpelige Anlage dieser als Rippen gedeuteten Theile steht mit dem betreffenden Wirbel in Continuität (Fig. 163), zeigt aber sehr frühe gegen den sie tragenden Fortsatz des Wirbels eine Abgrenzung in der Anordnung der Knorpelzellen (*g*), so dass der Theil wie in Andeutung einer Abgliederung sich darstellt. Auch die perichondrale Ossification ist unabhängig vom Wirbel, worauf jedoch desshalb minderes Gewicht fällt, weil auch am Wirbel Körper und Bogentheil jenen Knochenbeleg getrennt empfangen. Legen wir auf jene Sonderung im Knorpel Gewicht, so erscheinen uns jene Fortsatzbildungen als *Rippen*. Mit der vollständigen Ossification zeigen sie sich in intervertebralem Anschluss an die Wirbelsäule, bei den einzelnen Abtheilungen der Schildkröten in verschiedenem Maße in Costalplatten des Dermalskelets ausgebreitet (Fig. 135 *pc*). Beim Integument ward über diese Verhältnisse Näheres berichtet (S. 174).

Fig. 163.



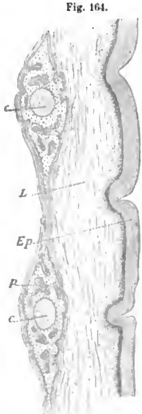
Querschnitt durch den Rückenschild einer jungen Sphargis coriacea. *Ch* Chorda. *K*, *K* perichondrale Ossification. *g* Grenze zwischen Wirbel und Rippe.

Die Vergleichung dieser Einrichtungen führt zu den anuren Amphibien, wenigstens zu solchen Zuständen, welche auch die Anuren hervorgehen ließen und von den Befunden der heutigen Urodelen mit ihren fossilen Verwandten divergent sich entwickelt hatten. Es ist die Einheitlichkeit der Rippenverbindung,

welche hier auftritt. Am Sacraltheil der Wirbelsäule treten einige dieser »Rippen« (2—3) mit dem Becken in Beziehung, und an den folgenden Caudalwirbeln finden sich bei Formen mit ausgebildetem Schwanze noch einige freie Rippen vor, während weiterhin nur Querfortsätze erscheinen. Aber das Vorkommen von nicht mit den Wirbeln verschmolzenen und intervertebral angefügten unteren Bogen bezeugt auch hier, dass bei aller Eigenthümlichkeit der Erscheinung der Rippen, ein mit den Amphibien gemeinsamer Ausgangspunkt bestand, und dass jene Rippen gleich denen der Amphibien viel ausgebildetere Zustände zu Vorläufern besessen hatten.

Von den Rippen der Schildkröten geht eine Verbindung mit dem Integument aus, die mit der Ossification der Rippe beginnt. Die längere Zeit knorpelig sich erhaltenden Rippen (Fig. 164 *c*) empfangen eine perichondrale Ossification, welche bald in die Breite sich ausdehnt, und allmählich zu einer, mit der benachbarten zusammenstoßende Knochenplatte wird, der *Costalplatte* des Rückenschildes. Deren Verhalten zu dem Integument, welches die Rippen unmittelbar überlagert (vergl. Fig. 164), sowie die verschiedengradigen Ausbildungen sind beim Hautskelet dargelegt.

Fig. 164.



Schnitt durch 2 Rippen sammt dem benachbarten Integument von einer jungen Sphargis coriacea. *c* knorpelige Rippe. *p* perichondraler Knochen. *Ep* Epidermis. *L* Lederhaut.

Wenn ich oben die Anuren als Verwandte der Schildkröten anführte, so möchte ich diese paradox lautende Beziehnng dahin verstanden wissen, dass nicht die uns bekannten Anurenformen etwa als Vorfahren der Schildkröten zn gelten hätten, sondern dass in der Einfachheit der Rippen etwas beiden Gemeinsames bestehe, für welches eine gemeinsame Abstammnng anzunehmen sei. Im Ganzen bieten die Rippen der Schildkröten so viel Eigenthümliches, dass ihr Zustand von einem primitiven sehr weit entfernt zu gelten hat. Ich hatte früher sie als Rippe und Querfortsatz zugleich repräsentirende oder den letzteren znzuweisende Skelettheile beurtheilt, bin aber durch die ontogenetischen Nachweisungen Hoffmann's zu der vorgetragenen Auffassung gelangt. Immer bleibt jedoch dabei noch durch die Fortsetzung der Ossification in den mit dem Bogen verbundenen Theil des Wirbelkörpers (vergl. Fig. 163) das Verschwinden des Querfortsatzes eine auffallende Thatsache, nnd an den Sacralrippen von Sphargis stellt Hoffmann einen continuirlichen Übergang des Knorpels des Wirbels in den als Rippe aufgefassten Abschnitt dar. Damit stellt sich hier nicht Alles sicher, und ans diesen Befunden wird jene frühere Auffassung nicht so ganz verwerflich, wie manche Autoren sie zu behandeln beliebten.

C. K. Hoffmann in Bronn's Thierreich.

§ 96.

Bei den übrigen *Sauropsiden* wie bei den *Säugethieren* gelangen die Rippen mindestens an einem Abschnitt des Rumpfes zu bedeutender Ausbildung, wenn

sie auch an gewissen Strecken, wie am Halse, in der Lenden- und Sacralregion sich rudimentär erweisen, und am Schwanze, wo ein solcher ausgebildet besteht, treffen wir wieder allgemein abgegliederte untere Bogen an. An den ausgebildeten Rippencomplexen folgen die Rippen der Cölomwand in ventraler Richtung verlaufend, und wo subcostale Muskulatur besteht, wie an den Körperregionen mit rudimentären Rippen, ist diese als eingewanderte nachzuweisen. Das Verhalten der Rippen zur Körperwand ist somit kein wesentlich anderes als es bei der Mehrzahl der Fische war, bei denen wir diese Rippen als untere betrachten mussten. Es wird also auch von oberen Rippen in der Hauptsache derselbe Weg eingeschlagen, wenn die Rippe sich vergrößert, dazu bietet vielleicht der ventrale Ast der distalen Gabel, wie an der Urodelenrippe ersichtlich, den Ausgangspunkt.

Unter den Sauriern ergeben sich zweiköpfige Rippen bei den *Ichthyopterygiern*, wobei beide vertebrale Verbindungen dem Wirbelkörper zufallen können, wenn auch die obere manchmal bis zum Wirbelbogen emporrückt. Einfache Verbindungen scheinen dagegen bei den *Sauropterygiern* aus einer doppelten hervorgegangen zu sein, wovon an den Halsrippen sich noch Andeutungen erhalten haben. Bei den ersteren vom Halse aus gleichartig, aber mit zunehmender Länge auf die Thoracalregion fortgesetzt, nehmen sie caudalwärts an Länge ab, und ähnlich verhalten sich die *Sauropterygier*, nur dass der bedeutend verlängerte Halstheil der Wirbelsäule das Auftreten längerer Rippen erst viel weiter hinten bedingt. In beiden Abtheilungen setzt sich aber die Rippenentfaltung auch auf den Schwanz fort, continuirlich bei den Ichthyopterygiern, durch 1—2 Sacralrippen bei Sauropterygiern unterbrochen.

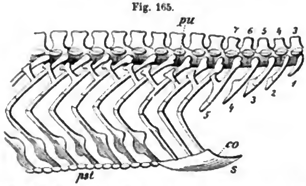
Eine bedeutende Sonderung tritt an den Rippen der *Lacertilier* und *Rhynchocephalen* auf, *durch die Entstehung eines Sternums,* mit welchem eine Anzahl von Rippen sich verbindet, und Ähnliches gilt auch für die *Crocodile*, *Vögel* und *Säugethiere*, wodurch es bei diesen allen mit einer Thoraxbildung zu einer schärferen Sonderung einer Halsregion kommt, welche bei den Schildkröten auf eine andere Art erzielt wurde. Bei den *Schlangen* und *Amphisbänen* ist mit dem Fehlen einer Sternalbildung ein mehr gleichartiges Verhalten der Rumpfrippen verknüpft, und damit ein Rücktritt auf eine tiefere Stufe ausgesprochen.

Mit dem Sternum tritt zwar nichts Neues bei den Reptilien auf, denn es kommt ja bereits bei Amphibien vor, allein hier hat es den Zusammenhang mit Rippen eingebüßt, und damit auch die Bedeutung für die Unterscheidung von Rippenabtheilungen verloren.

Indem wir das Verhalten der Rippen zum Sternum bei diesem näher ins Auge fassen, betrachten wir die verschiedenen Befunde der Rippen in den einzelnen Abtheilungen. Bei den Lacertiliern tragen in der Regel sämmtliche Rumpfwirbel Rippen bis auf den Atlas, doch ist nicht selten auch der Epistropheus, oder noch der folgende Wirbel ohne Rippenbesatz. Die vertebrale Verbindung ist zwar einfach mittels eines länglichen oder rundlichen, mit einer Gelenkpfanne versehenen, Capitulums, aber vom Halse vorderer Rippen erstreckt sich noch ein Ligament zur Basis des Wirbelbogens, und da in dieses Band von der Rippe aus

manchmal noch ein kurzer Fortsatz tritt, wird die ganze Einrichtung auf eine doppelte Rippenverbindung bezogen werden dürfen. An den nach hinten länger werdenden Halsrippen kommt der terminale Knorpel allmählich zu einer Verbreiterung und bei manchen (Scincoiden) findet hier die Abzweigung eines dorsalen in die Rückenmuskulatur eintretenden Stückes statt (STANNIUS). Dieses Verhalten der Halsrippen erscheint bei den **Rhynchocephalen** im Zusammenhange mit den Befunden auch der folgenden Rippen. Die an der vierten Halsrippe befindliche terminale Verbreiterung ist an der fünften in einen Fortsatz ausgezogen, welcher dem Körper der folgenden Rippen parallel verläuft, und an der vollständigeren 6. Rippe zeigt sich die Verbreiterung im Übergange in einen nach hinten und aufwärts gerichteten Fortsatz der Rippe, welcher nunmehr auch den folgenden Rippen zugetheilt ist (*Processus uncinatus*). Erst an den letzten Rippen tritt eine Vereinfachung auf. Mit diesen Fortsätzen tritt nichts Neues auf. Wir finden aus ihrem Verhalten, *dass sie dem dorsalen Schenkel entsprechen*, welcher terminal an der Amphibienrippe (Menobranchus, Salamandra) zugleich mit einem ventralen besteht. Diese Fortsätze, denen wir fernerhin mehrfach begegnen, werden als Homologa betrachtet werden dürfen, wenn sie auch in geweblicher Hinsicht manche Verschiedenheiten besitzen. Diese sind alle von einem primitiven Verhalten ableitbar.

Fig. 165.



Stück Wirbelsäule mit Rippen von **Sphenodon punctatum**. 1/1. *s* Sternum. *co* Coracoidfalz. *pst* Parasternum. *pu* Processus uncinatus.

Somit hat sich an einigen Halsrippen der Lacertilier ein Zustand erhalten, welcher bei Sphenodon weitere Verbreitung besitzt, und auf die bei urodelen Amphibien angetroffenen Verhältnisse zurückzuleiten ist.

An den Rippen der Lacertilier pflegt nur der proximale Abschnitt zu ossificiren, der distale erhält sich größtentheils knorpelig und sklerosirt höchstens durch Verkalkung seiner Oberfläche. Dieser Abschnitt setzt sich aber an den zur Sternalbildung gelangenden Rippen vom ersten bald durch eine Articulation ab, und wendet seinen Verlauf nach vorn, so dass die beiden aus einer Rippe entstandenen Glieder in einem nach hinten sehenden Winkel zusammenstoßen. Das zum Sternum gelangende Glied wird als *Sternocostale* unterschieden. An den folgenden Rippen nimmt der Knorpel allmählich die Richtung des proximalen Rippentheiles an, wird kürzer und an den letzten Wirbeln vor dem Sacrum kann die Rippe auch von einem Querfortsatze vertreten sein, in den die Rippe übergegangen ist. Dieses geht auch aus der hier (von LEYDIG bei Lacerta und bei Anguis) beobachteten Variation hervor, wo bald ein kurzer Querfortsatz eine Rippe trägt, bald ein langer Querfortsatz ohne Rippe besteht. Wie wir schon an den Sacralwirbeln die Querfortsätze als Rippen, oder doch als Gebilde, welche Rippen

aufgenommen hatten, ansehen mussten, so wird auch für die an den ersten Schwanzwirbeln noch ansehnlichen Querfortsätze ein ähnliches Verhältnis anzunehmen sein. Die Beurtheilung der unteren Bogen fällt unter denselben Gesichtspunkt, welchen wir oben zum Theil schon bei Fischen, dann bei den Amphibien darlegten.

An der Sternalverbindung nimmt, wie wir genauer noch sehen werden, nur eine geringe Anzahl von Rippen Theil. Aber bei manchen gehen noch die Rippen unter sich von beiden Seiten her Verbindungen ein, indem der ventrale Knorpelabschnitt mit jenem der entsprechenden anderseitigen Rippe median verschmilzt. Solches trifft sich bei Chamaeleonten (Fig. 166) auch unter den Ascalaboten (Uroplates fimbriatus, SIEBENROCK), und kann auch bei einer Unterbrechung der Continuität der Rippen bestehen, so dass die letzten Rippen sich nicht in jenes ventrale unpaare Stück fortsetzen.

Fig. 166.

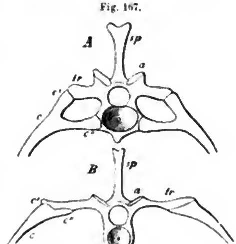


Verhalten der Rippen an ihrem ventralen Abschnitte von Chamaeleo; der proximale Verlauf der Rippen ist nicht mit dargestellt. *St* Sternum. *Mst* Metasternum. *Co* Coracoid. *c*, *c*[1] Rippen.

Bei den schlangenartigen Lacertiliern besteht eine größere Gleichartigkeit der Rippen, die auch der Gliederung zu entbehren scheinen, indem das knorpelige Ende zu Gunsten des knöchernen Theiles von geringerer Länge ist. Völlig einheitlich erscheinen auch die Rippen der Schlangen, bei denen die oben von Lacertiliern erwähnte Bandverbindung mit dem Wirbelbogen die einzige Andeutung des dort geschilderten niederen Zustandes ist. Die voluminösere Ausbildung der Rippen steht hier mit der Erwerbung einer neuen Function im Zusammenhang, der Locomotion, welche durch sie für die verloren gegangenen Gliedmaßen geleistet wird. Dem ist auch die vertebrale Verbindung gemäß, welche an einem vertikal ausgedehnten Gelenkkopf der kurzen Parapophyse stattfindet. Dieser Fläche entspricht auch die Gestalt des proximalen Rippenendes, welches die Andeutung einer Trennung in Capitulum und Tuberculum nicht selten wahrnehmen lässt.

Die doppelte Rippenverbindung erhält sich auch bei den Dinosauriern und besteht zum großen Theile bei den Crocodilen, bei denen schon an den Halsrippen die proximale Theilung der Rippen, mit Ausnahme jener, welche der Atlas besitzt, höchst ausgesprochen besteht (vergl. Fig. 167). Dieser so umschlossene Canalis vertebralis setzt sich auch an die folgenden Rippen fort, aber es ändert sich das Verhalten der Rippen successive dahin, dass Capitulum und Tuberculum in dieselbe

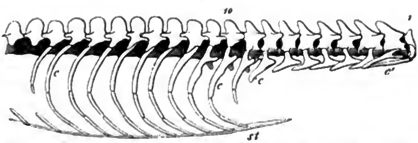
Fig. 167.



A vorderer, *B* hinterer Brustwirbel von Alligator lucius. *c* Rippe. *c'* Tuberculum. *c''* Capitulum costae. *tr* Processus transversus. *a* vorderer Gelenkfortsatz. *sp* Dornfortsatz.

Horizontalebene gelangen, und schließlich nicht mehr als getrennte Theile unterscheidbar sind. Das geschieht unter Ausbildung eines vom Wirbelbogen ausgehenden Querfortsatzes (Diapophyse), welcher jetzt allein die Rippe trägt. In Fig. 167 *B* sind Capitulum und Tuberculum noch unterscheidbar, obwohl sie nicht mehr durch einen offenen Zwischenraum getrennt sind. Die Halsrippen sind bis auf die letzte nur kurz und geben durch ihre distale, nach vorn ausgezogene Verbreiterung ein ähnliches Verhalten wie bei manchen Lacertiliern und bei Sphenodon kund, aber sie verleihen dem größten Theile der Halsregion durch die erst an der letzten Rippe auftretende Verlängerung eine schärfere Sonderung vom Thorax (Fig. 168), als diese bei Sphenodon und den Lacertiliern sich darstellt.

Fig. 168.



Hals- und Brustwirbelsäule von Crocodilus. *c* Rippen. *st* Sternum. *1* erster, *10* zehnter Wirbel. *c'* erste Halsrippe.

Wie schon an der letzten Halsrippe das distale Ende knorpelig bleibt, so erhält sich auch an den übrigen ein knorpeliger, an den zum Sternum gelangenden Rippen wiederum gegliederter Abschnitt (Fig. 168). Nahe am knöchernen Ende bieten thoracale Rippen einen an Ausbildung ziemlich verschiedenen Processus uncinatus (sie sind in der Figur nicht angegeben).

Die nicht mehr zum Sternum gelangenden Rippen, deren nur einige bestehen, sind an den letzten Rumpfwirbeln durch bedeutendere, von den Bogen entsendete Querfortsätze vertreten. Die Nahtverbindung mit den Wirbeln verlangt in diesen Fortsätzen Rippenrudimente zu sehen, wie auch die Sacralwirbel gleiche Theile tragen. Der Mangel freier Rippen in der präsacralen Region der Wirbelsäule lässt wieder im Gegensatz zu den niederen Zuständen eine Lumbalregion entstehen, welche bei den Lacertiliern erst im Beginne sich zeigte, in dem sie oft nur durch einen Wirbel vertreten war. Auch am Schwanze besteht jenes Verhalten der Querfortsätze, und da auch untere abgegliederte Bogen an der Mehrzahl der Schwanzwirbel vorkommen, ist das primitive Verhalten fortgesetzt.

Aus den bei Reptilien gegebenen Einrichtungen leitet sich das Verhalten der Vögel ab.

Die Verbindung der Halsrippenrudimente mit der Wirbelsäule führt an dem größten Theile der Halswirbelsäule zu einer völligen Verwachsung, und nur an den letzten Halswirbeln ist ihre Verbindung freier und bildet einen Übergang zu den das Sternum erreichenden Brustrippen. Diese treffen sich in geringerer Anzahl und sind gleichfalls in ein vertebrales und ein sternales Stück geschieden, welches letztere

selbständig ossificirt (Os sternocostale) und mit dem ersteren im Winkel zusammentrifft.

Die vertebralen Stücke sind wiederum durch *Processus uncinati* ausgezeichnet, welche an den Körper der nächstfolgenden Rippe sich anlagern. Diese Fortsätze sind nicht knorpelig angelegte, sondern jedenfalls zum größten Theile secundäre Ossificationen, so dass auch darin der ursprüngliche Zustand eine Veränderung erfuhr.

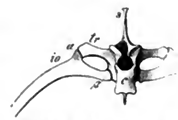
Die Costo-Vertebralverbindung ist am Halse (Fig. 169) wie am Thorax (Fig. 170) die doppelte, indem die Rippe mit einem Capitulum (β) am Körper, mit einem Tuberculum (a) am Querfortsatze articulirt. Für die hinteren Rippen ergeben sich die, wie wir es schon bei den Reptilien sahen, einfacheren Verbindungen.

Fig. 169.



Halswirbel von Vultur cinereus. *c* Körper. *p* Bogenstücke. *s* Dornfortsatz. *co* Rippenrudiment.

Fig. 170.



Brustwirbel von Buteo vulgaris. *c* Körper des Wirbels. *s* oberer Dornfortsatz. *tr* Querfortsatz. *io* Rippe. *α* Tuberculum. *β* Capitulum.

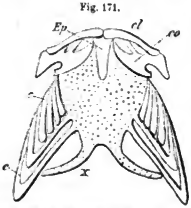
Der immer ins Sacrum aufgenommene Lumbaltheil der Wirbelsäule scheint der Rippen zu entbehren, wenn ihre Rudimente nicht in die Querfortsätze übergingen, dagegen finden sich unzweifelhafte Rudimente an den Sacralwirbeln, wie oben beim Becken dargelegt ist, vor, so dass das Ilium auch hier nicht direct mit den Wirbeln, sondern mit den jenen angefügten Rippenrudimenten sich verbindet. Für die Schwanzregion sind die gleichen Verhältnisse wie bei Reptilien, wo nicht bedeutende Reduction besteht, erkennbar.

Die für die einzelnen Abtheilungen der Sauropsiden angegebene doppelte Rippenverbindung betrachten wir als ein Erbstück von den Amphibien, *welches an die Entstehung des Sternums anknüpft.* Bei Reptilien geht die Sternalbildung von weiter nach hinten befindlichen Rippen als bei den Amphibien aus, aber auch an vorderen Rippen, wie rudimentär sie auch sein mögen, hat sich die doppelte Verbindung erhalten (Crocodile), und ebenso auch bei den Vögeln, wo eine viel größere Wirbelzahl den Sternalwirbeln — (so mögen die Wirbel heißen, deren Rippen der Sternalplatte angefügt sind) — vorhergeht. Der Weg, welchen das Sternum von Amphibien zu Vögeln zurückgelegt hat, ist durch die doppelte Verbindung der Rippen bezeichnet, und hinter den Sternalwirbeln geht die Rippenverbindung in einfachere Verhältnisse über. Nicht allgemein ist die Ausprägung der Gabelung der Rippen. Viele Lacertilier zeigen nur eine Verbreiterung des Gelenkendes, und auch diese oft nur schwach bei dem Zusammenhalt mit hinteren Rippen erkennbar.

Da die Rippen durch ihre Ausbildung oder Reduction für die Regionen der Wirbelsäule bestimmend sind, ergiebt sich das Schwanken jener Regionen aus jenem Zustande selbst innerhalb engerer Abtheilungen. Demgemäß findet sich z. B. bei den Crocodilen die Zahl der Halswirbel sehr verschieden angegeben (Cuvier und Brühl 7, Owen und Huxley 9), auch ich finde 9, während die Gesammtzahl der

präsacralen Wirbel 24 beträgt. Es sind also in einem Falle Rippen zum Sternum gelangt, welche in dem anderen als Halsrippen erscheinen. Die Verlängerung der letzten Halsrippe zeigt sich so als ein intermediärer Zustand, der zu einer Verkürzung der Halswirbelsäule führen kann, oder aus einer Verlängerung hervorging, je nachdem eine geringere oder größere Zahl von Halswirbeln den Ausgangspunkt bildet. Auch individuelle Variationen dürften im Spiele sein. Von der ersten am Atlas befindlichen, sehr verlängerten Rippe werden die folgenden zwei bis drei überlagert, und da auch diese über die je nächsten treten, resultirt für die Halswirbelsäule eine Hemmung der seitlichen Bewegung.

Fig. 171.



Sternum und Schultergürtel von Phrynosoma. *Ep* Episternum. *cl* Clavicula. *co* Coracoid. *c, c* Rippen. *x* Xiphisternum.

Ein anderes eigenthümliches Verhalten bieten die letzten Halsrippen bei manchen Lacertiliern (Humivagae). Sie setzen sich hier, terminal allmählich verbreitert (Fig. 171 *c*), in den Raum fort, welchen die erste zum Sternum gelangende Rippe bildet, und erreichen mit ihren Enden den sternocostalen Theil jener Rippe, indess sie mit dem vertebralen Abschnitte derselben parallel ziehen. So kommt hier auch *durch die Theilnahme von Halsrippen eine besondere Thoraxbildung* zu Stande.

Eine Anpassung anderer Art bietet sich bei *Draco*. Während drei Rippenpaare zum Sternum treten, sind die folgenden fünf unter bedeutender Verlängerung in eine Faltung des abdominalen Integuments fortgesetzt und spannen dasselbe als Flugschirm. Auch noch drei folgende, successive verkürzte Rippen nehmen daran Theil.

§ 97.

Für die Rippen der Säugethiere bleibt die doppelte Verbindung allgemein an den Rudimenten der Halsrippen erhalten, während sie am Thorax zwar noch sehr verbreitet, aber nicht mehr als feste Norm erscheint, denn den Monotremen kommt nur eine einzige Verbindung der Rippe mit dem Wirbel zu. Wo aber der Doppelanschluss besteht, ist zu der oberen Verbindung nur ein geringer Vorsprung vorhanden und das »Tuberculum costae« zeigt sich damit nicht mehr durch eine Gabelzinke, wie oft noch bei Sauropsiden, repräsentirt. Da auch Processus uncinati fehlen, kommt an den Rippen der Säugethiere der Mangel primitiver, auf Amphibien zurückleitender Einrichtungen zum Ausdruck. Die Rippen erlangten damit eine bedeutende Einheitlichkeit.

Die an allen Halswirbeln angelegten Rippenrudimente erhalten sich nur ausnahmsweise frei, ihre Synostosirung mit den Wirbeln, sowie das Fehlen jener Übergangszustände, die bei Sauropsiden charakteristisch waren, giebt für die Halsregion eine schärfere Scheidung gegen den Thorax, als sie bisher bestand. Gegen den letzteren wird auch die Lumbalregion durch das Fehlen freier Rippen abgegrenzt. Aber auch hier ist in den Querfortsätzen ein Rippenrudiment zu suchen, wie das Schwanken der Rippenzahl bei gleichbleibender Summe der thoracolumbalen Wirbel innerhalb der einzelnen Ordnungen der Säugethiere beweist (s. bei der Wirbelsäule). Wenn ontogenetisch nicht mehr für die Querfortsätze aller

Lendenwirbel die Aufnahme von Rippen erweisbar ist, so ist doch die Annahme einer solchen Aufnahme wohlbegründet, denn es ist für den Querfortsatz des ersten Lumbalwirbels (beim Menschen durch E. Rosenberg) dargethan, dass er als Rippe auftritt. Er vermittelt damit einen Zustand, in welchem die Rippe sich frei erhält, mit einem solchen, in welchem auch ihre Anlage nicht mehr selbständig erscheint. Eine solche Einheitlichkeit der Rippenanlage mit dem Wirbel bietet aber nichts Befremdendes, wenn man die Rippen phylogenetisch als Abgliederungen von der Wirbelsäule erkannt hat.

Von den thoracalen Rippen schließt sich fast allgemein der größere Theil dem Sternum an. Der sternale Abschnitt der thoracalen Rippen erhält sich vielfach als Rippenknorpel, kann aber auch selbständig ossificiren, wie das schon bei Monotremen der Fall ist, bei welchen zwischen dem sternalen und vertebralen Abschnitt noch ein Zwischenstück vorkommt. Auch unter den Edentaten bestehen Sternocostalknochen (Gürtelthiere) und bei manchen anderen tritt, wenn auch sehr spät, eine Verknöcherung dieser Stücke auf.

Dass auch am Sacrum Rippen als Rudimente betheiligt sind, ist bei der Wirbelsäule erwähnt, wo auch der costalen Natur der Querfortsätze an caudalen Wirbeln gedacht ist. In der Ausbildung der Rippen bezüglich ihrer Form und Stärke ergeben sich zahlreiche, für unsere Zwecke ebenso untergeordnete Verschiedenheiten, als sie in der Anzahl liegen, für welche schon bei der Wirbelsäule das Wichtigste sich angeführt findet.

Die bedeutendsten Eigenthümlichkeiten der Rippen ergeben sich bei den *Cetaceen.* Nur die erste Rippe erstreckt sich bis zum Sternum, die übrigen, welche an Zahl zwischen 9—15 schwanken, endigen frei (9 Rippenpaare besitzt Hyperoodon). Die Verbindung mit der Wirbelsäule kommt vorwiegend durch die Querfortsätze zu Stande, indem der das Rippenköpfchen darstellende Theil weniger entwickelt ist und auch dann dem Wirbelkörper nur durch Bandmasse angeschlossen ist, wenn, wie an den vorderen Rippen, noch eine Art von Vertebralcanal gebildet wird. An den hinteren Rippen rückt dann der Anschluss der Rippe an den Querfortsatz, dessen Ende sie trägt. Die letzte Rippe kann sogar ihren Zusammenhang mit der Wirbelsäule auf eine größere Strecke gelöst haben (Balaenoptera). Auch in der bei manchen Bartenwalen bestehenden Duplicität der ersten Rippe, die wahrscheinlich aus einer Concrescenz mit einer Halsrippe entstand, besteht eine Eigenthümlichkeit (Turner, Journal of Anat. and Phys. Vol. V. p. 348). Wir nahmen von all diesen Verhältnissen desshalb Notiz, weil sie zum Verständnis der seitlichen Abzweigung der Cetaceen vom Säugethierstamme dienen können, welche auch in anderen Einrichtungen kund wird und bei der Beurtheilung gewisser primitiv scheinender Verhältnisse zur Vorsicht mahnen muss.

Die Articulation mit dem Wirbelkörper pflegt sich an vorderen Brustrippen nicht auf den betreffenden Wirbel zu beschränken, indem sie auf die Intervertebralverbindung rückt. Dieses Verhalten steht wohl mit der Art der letzteren im Zusammenhang, da es bei den mit Intervertebralgelenken versehenen Sauropsiden nicht vorkommt, wohl aber bei den Schildkröten, bei denen die betreffenden Wirbel unbeweglich mit einander verbunden sind.

Über die Rippen s. die bei der Wirbelsäule angegebene Literatur. Ferner Flower, Osteology (op. cit.). (Deutsche Ausgabe nach der dritten unter Mitwirkung von H. Gadow durchgesehenen Originalausgabe. Leipzig 1888.)

Von den Sternalgebilden.

Unter *Sternalgebilden* begreifen wir jene Einrichtungen, welche den Rippencomplexen einen ventralen Anschluss, und damit ein festeres Gefüge verleihen, oder auch sonst ventral mit anderen Skelettheilen oder der Muskulatur in Verbindung gelangen, auf verschiedene Weise die Stützfunction leistend. Ich scheide sie in solche, die, dem inneren Skelet angehörend, von den Rippen selbst ihren Ausgang nehmen, und damit das extremste Product des Achsenskelets sind, und in Bildungen, welche vom Integument ausgehen, Hautskelettheile, welche secundär mit tieferen Theilen Beziehungen gewinnen. Die ersteren begreifen das eigentliche *Sternum* oder Brustbein, die letzteren das *Episternum* und das *Parasternum* oder Bauchsternum.

Vom Sternum.

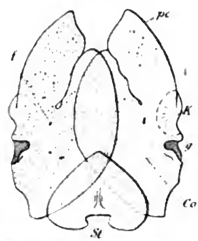
§ 98.

Unter den Fischen kommt es zu keiner wirklichen Sternalbildung, und was man hin und wieder als eine solche aufgefasst hatte, gehört in eine andere Kategorie. Erst von den *Amphibien* an haben wir es mit einem Sternum zu thun, dasselbe legt sich bei Amphibien, wie GOETTE, freilich in ganz anderer Auffassung der Verhältnisse (s. unten), gezeigt hat, aus ventral erhalten geblieben knorpeligen Rippen an, und bildet eine verschieden gestaltete Knorpelplatte, welche directe Beziehungen zu den an der Wirbelsäule sitzenden rückgebildeten Rippen verloren hat. Es bleiben also Rippentheile da erhalten, wo sie zum Aufbau des Sternums dienen, und bekunden damit, dass auch den Rippen der Amphibien in früheren Zuständen einmal eine ventrale Erstreckung zukam, wie sie bei Fischen und bei Amnioten, bei letzteren gleichfalls zur Sternalbildung führend, verbreitet ist.

Was diese Einrichtung hervorrief, ist nicht schwer zu erfahren. Eine mediane Rippenverbindung, wie sie oben von einigen Lacertiliern gezeigt ward (S. 289), kann den Anfang dargestellt haben. Aber ein solcher kann schwerlich spontan erfolgt sein. Vielleicht war hier das Causalmoment die vom Coracoid auf die nächsten Rippen übergetretene Muskulatur, wobei mit der medianen Vereinigung von Rippen die daraus entstandene Knorpelplatte zugleich dem Schultergürtel zur Stütze diente. Diese Beziehung zum Schultergürtel tritt aber bei den Amphibien hervor. Sie zeigt die Entstehung des Sternum *an die Ausbildung der Vordergliedmaße geknüpft,* die mit ihren höheren Leistungen als locomotorisches Organ eine Vergrößerung der Ursprungsstellen ihrer Muskulatur, und zugleich für den Schultergürtel eine Stütze beansprucht. Es sind also von außen her wirkende Factoren im Spiele, welche schließlich in der Gewinnung einer terrestrischen Lebensweise für das Thier ihren gemeinsamen Anlass besitzen. Diese Auffassung erklärt zugleich den Mangel eines Sternums bei Fischen.

Unter den Urodelen hält sich das Sternum in knorpeligem Zustande, und wahrscheinlich bestand dieser auch bei den untergegangenen Abtheilungen. Eine mit tiefen Falzen für die in es eingreifenden Coracoidstücke versehene breite Platte bildet es bei *Urodelen* (Fig. 172 *St*). Manchmal bietet es einen medianen, caudalwärts gerichteten Vorsprung dar (Salamander, Triton). Unter den *Anuren* tritt die Falzbildung mehr zurück, selbst bei bedeutender Breite der Platte (Pipa) und bei den meisten zeigt es sich verschmälert und läuft in einen breiteren Knorpel aus, während bald bloße Verkalkung, bald Ossification sich des proximalen Theiles bemächtigt hat. Mit größerer Schlankheit des letzteren Abschnittes tritt auch die Beziehung zum Schultergürtel mehr in den Hintergrund, und wo die beiderseitigen Coracoidstücke nicht mehr sich über einander schieben, sondern gegen einander gestemmt sich median verbinden, erscheint das Sternum wie ein Anhangsgebilde des Schultergürtels, welches für die Coracoidstücke seine Stützfunction größtentheils aufgegeben hat (Fig. 173 *p*).

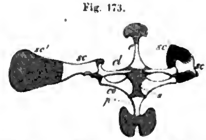
Fig. 172.



Schultergürtel mit Sternum von Crypto branchus japonicus. *pc* Procoracoid *Co* Coracoid. *f* Foramen coracoideum *g* Gelenk. *K* Ossification. *St* Sternum.

Mit dem Sternum der Amphibien betrachte ich noch ein besonderes, als *Episternum* bezeichnetes Gebilde, welches, vor der ventralen Verbindung des Schultergürtels gelagert, aus einem medianen knorpeligen, mehr oder minder ossificirenden Theile besteht (Fig. 173 *e*). Es kommt nur einem Theile der Anuren zu und fehlt allen Urodelen (unter den Anuren bei Pipa, Bombinator, Pelobates u. a.). Seine Genese leitet sich von der medianen Verschmelzung vorderer Fortsätze des ventralen Theiles des Schultergürtels ab (GOETTE), so dass es dem eigentlichen Sternum völlig fremd ist. Da die Bezeichnung Episternum auch auf einem anderen, selbständigen Skelettheile haftet, will ich jenes erstere, in die Kategorie der Sternalbildungen gehörige als *Epicoracoid* unterscheiden. Über das eigentliche Episternum weiter unten.

Fig. 173.



Sternum und Schultergürtel von Rana temporaria. *p* Sternum. *sc* Scapula. *sc'* Suprascapulare. *co* Coracoid, in der Medianlinie *s* mit dem der anderen Seite verschmolzen. *cl* Clavicula. *e* Epicoracoid. Die knorpeligen Theile sind schraffirt.

Mit der *Entstehung eines Sternums* aus der ventralen Vereinigung von Rippen darf wohl ein im vertebralen Verhalten der Rippen sich aussprechender Befund in functionellem Connex stehend beurtheilt werden. Ich meine die dorsale Entfaltung des »Rippenträgers« unter Gabelung des proximalen Rippentheiles (vergl. S. 282). Durch diese Einrichtungen muss sich die Festigkeit der Vertebralverbindung der Rippe erhöhen. Indem wir, diese Thatsachen festhaltend, erwägen, dass jene Rippen bei Urodelen »vordere« sind, welche mit der Sternalbildung in Beziehung stehend angesehen werden dürfen, so tritt die Vorstellung nahe, dass eben aus der Sternalbildung und den bei vorhandenem Sternum an die betreffenden Rippen und ihre Stützfunction erhobenen höheren Ansprüchen jene Einrichtung entstanden sei. Wenn

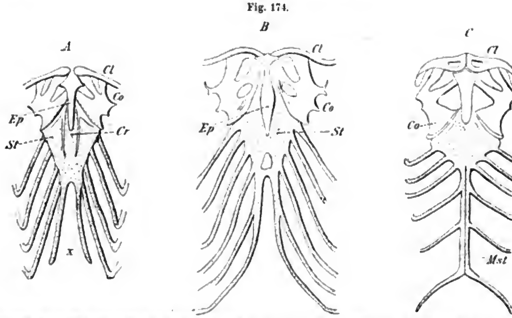
bei Urodelen auch Rippen ohne Sternalverbindung jene Gabelung aufweisen, so ist dadurch jene Beziehung noch nicht entkräftet, denn an den Rippen aller lebenden Amphibien ist überhaupt keine Beziehung zum Sternum erhalten geblieben.

Meine Auffassung (1870) vom costalen Ursprunge des Sternums der Amphibien bekämpfend, führt GOETTE die betreffenden, von ihm zuerst gesehenen, aber anders aufgefassten Rippenreste in der Bauchwand zwar als »Bauchrippe« an, hält dieselbe aber für eine »selbständige Bildung, die mit den im Rückentheile bleibenden Rippen in gar keiner genetischen Beziehung stehen noch einst gestanden haben kann« (Unke, S. 618). Gegen die *ontogenetische* Selbständigkeit habe ich nichts zu erinnern.

§ 99.

Wenn im Bereiche der Amphibien über die Phylogenese des Sternums Meinungsverschiedenheiten entstehen konnten, so sind solche bei den Amnioten ausgeschlossen, da hier die Ontogenese mit der Phylogenese sich deckt. *Das Sternum tritt als das Product mit der Wirbelsäule verbundener Rippen auf.* Die schon bei den Amphibien dargelegte Beziehung zu den Coracoidstücken des Schultergürtels kommt bei den *Sauropsiden* zu klarem Ausdruck, auch dadurch, dass der vordere Theil der Sternalplatte nicht nur der breiteste ist, sondern auch am frühesten zur Sonderung gelangt. Bei den *Lacertiliern* und ähnlich bei *Rhynchocephalen* verjüngt sich die in der Regel knorpelig bleibende, oder auch verkalkende Platte (*Mesosternum*, W. K. PARKER) nach hinten zu, und nimmt an dem lateralen Rande die Rippen auf, aus deren Material sie sich gebildet hatte. Bald gelangt nur eine einzige Rippe zu dieser Platte (Chamaeleo, Fig. 166 *St*), bald ist

Fig. 174.



Sternum mit Rippen und Schultergürteltheilen von Lacertiliern. *A* Iguana, *B* Lophiurus, *C* Platydactylus. *St* Sternalplatte. *Ep* Episternum. *Mst* Metasternum. *Co* Coracoid. *Cl* Clavicula. *Cr* Crista. *X* Xiphisternum.

es deren eine größere Zahl (Fig. 174 *A, B, C, St*). Überaus mannigfaltig findet sich das distale Verhalten der Sternalplatte in Bezug auf die Rippen. Bald setzt sich die Platte in einen paarigen Knorpel fort, das *Xiphisternum* (*A, x* und Fig. 171),

welches bei anderen an eine Rippe anschließt, oder auch in zwei Rippen übergehen kann (*B*). An solchen Befunden ergiebt sich die Sternalbildung gewissermaßen in statu nascenti, und es erscheint eine Abgrenzung des Sternums von diesen Rippen nicht ausführbar. Legen von beiden Seiten her diese letzten zum Sternum tretenden Rippen sich median zusammen, so kommen hinten an die Sternalplatte sich anschließende Stücke zu Stande, welche bald noch paarig sich erhalten (Fig. 174 *C, Mst*), bald unpaar geworden sind (Fig. 176). Man unterscheidet diese mannigfachen medianen Gebilde von der Sternalplatte als *Metasternum* (W. K. Parker). Sie sind eine Fortsetzung des Sternums, aber von secundärer Art, und müssen als eine erst innerhalb der Lacertilier erworbene Organisation gelten. Ihre Genese ist im Allgemeinen eine Wiederholung des bei der Bildung der Sternalplatte wirksamen Processes, der für die einzelnen Abtheilungen der Lacertilier nach der Zahl der betheiligten Rippen verschieden ist, und da seinen Anfangszustand zeigt, wo nur eine Rippe zur Sternalplatte geht. Dass aber wenigstens bei den Chamaeleonten der Zuwachs der Sternalplatte von Metasternalien ausging, lehrt die Vergleichung von Chamaeleo und Brookesia, bei welch letzterer Gattung die bei der ersteren vorhandenen Metasternaltheile mit der Platte nicht verschmolzen sind, wie es auch bei manchen Chamaeleonten vorkommt; sie bilden vielmehr in ihrer Configuration eine Fortsetzung der Sternalplatte.

Mit dem Verluste der freien Extremität erfährt auch das Sternum Rückbildungen, und erscheint bei manchen dieser Lacertilier ohne den Rippenverband nur noch im Anschluss an die Coracoidplatten. Bei den *Schlangen* kommt es mit dem Gliedmaßengürtel gar nicht mehr zur Anlage. So zeigt sich durch diese Vergleichung der Weg, auf welchem das einer größeren Rippenzahl entsprechende Mesosternum der Lacertilier entstanden ist, indem Metasternalstücke successive zu einer Sternalplatte oder zu einem einheitlichen Mesosternum verschmolzen.

Den Aufbau des Sternums aus einem meso- und einem metasternalen Abschnitte besitzen auch die *Crocodile* (Fig. 86), indem die rhomboidale Sternalplatte von einem erst distal verbreiterten langen Metasternum scharf abgesetzt ist. Beide Theile erhalten sich im Knorpelzustande und an das Mesosternum gelangen zwei Rippenpaare, während in das Metasternum eine größere Zahl (5—6 Paare) übergeht, die letzten davon können auch jederseits unter einander vereinigt sein oder die letzte hat ihre proximale Verbindung verloren und stellt als Xiphisternum eine laterale Fortsetzung des Mesosternum vor.

Unter den fossilen Sauriern dürfte ziemlich allgemein das Sternum bei den *Dinosauriern* gleichfalls nur knorpelig gewesen sein, da sich nur selten hierher beziehbare knöcherne Skelettheile erhielten. Solche bestehen in einer paarigen, median wahrscheinlich der anderseitigen angeschlossenen Platte (Brontosaurus, Cetiosaurus).

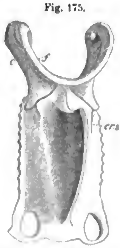
Das Sternum der Vögel knüpft eng an die Befunde bei Reptilien an. Die beiderseitigen, aus Rippenenden hervorgehenden Anlagen verschmelzen median zu einer breiten Knorpelplatte, welche jedoch allgemein ossificirt. Der verbrei-

terte Vorderrand nimmt die Coracoidea auf, während der seitliche Rand an seinem vorderen Abschnitte den 3—7 meist dicht zusammengedrängten Rippen resp. deren Sternocostalia zum Anschluss dient. Zwischen dem Coracoidfalze und der Rippeninsertion zieht sich der Sternalkörper in einen seitlich sehenden Fortsatz aus, und erstreckt sich jenseits des costalen Randes bald verschmälert, bald verbreitert gegen die Abdominalregion, terminal in der Regel noch Knorpelreste tragend. Für Metasternalbildungen spricht keine Andeutung, so dass wir das gesammte Sternum nur der Sternalplatte oder dem Mesosternum der Saurier vergleichen können, die hier in Anpassung an die Brustmuskulatur eine bedeutende distale Vergrößerung empfing.

Die Anpassung an die Muskulatur hat aber am Sternum der Vögel auch eine andere Veränderung hervorgerufen, welche nur den *Ratiten* abgeht, und wohl mit der Verkümmerung des Flugvermögens verschwunden ist. Daher zeigt sich hier eine anscheinend primitivere Form und das Sternum bildet bei diesen eine immer noch bedeutende, meist stark gewölbte Platte, deren Ossification paarig auftritt, und damit an die bei einigen Dinosauriern bestehenden Verhältnisse erinnert. Die bereits im Umkreise der ventralen Rumpffläche bedeutend ausgedehnte Sternalplatte empfängt eine neue Oberflächenvergrößerung durch eine median sich erhebende Crista (Carina, Kiel, Figg. 175, 176 *crs*), die bei allen *Carinaten* sich erhält.

Die Gestalt des Sternums steht somit mit der Entfaltung der Muskulatur im Zusammenhang, wie auch der Umfang des Sternums und seiner Crista der Ausbildung des Flugvermögens entspricht. Die erste, für die Phylogenese des Sternums wirksame Instanz ist demnach auch für die weitere Sonderung desselben als thätig zu erachten, so dass an der jeweiligen Gestaltung des Brustbeins auch ein beträchtlicher Theil des Verhaltens der Brustmuskulatur zum Ausdruck gelangt. Mit der Crista sterni setzt sich auf verschiedene Weise die *Furcula*, bald in directen, bald in indirecten Zusammenhang, und giebt damit dem gesammten Schultergerüst ein solides Gefüge. Wie schon bei manchen Lacertiliern eine Durchbrechung der Sternalplatte besteht, so ergiebt sich eine solche auch bei Vögeln. Das abdominale Ende zeigt sehr häufig paarige, durch Membranen verschlossene Öffnungen (Raub- und Schwimmvögel); durch Durchbruch der Umgrenzung dieser Öffnungen gegen den hinteren Sternalrand entstehen Ausschnitte, zwischen denen die sogenannten *Processus abdominales* vorspringen (Fig. 176), aber die Einrichtung muss hier als eine selbständig erworbene gelten, da das Fehlen der Fenster den niederen Zustand vorstellt und die Fensterung auch stets paarig und immer

Fig. 175.



Sternum von Buteo vulgaris (etwas schräg von der Seite gesehen). *crs* Crista sterni. *f* Furcula. *c* Coracoid.

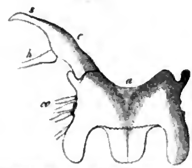
Fig. 176.



Sternum von Numida meleagris (von vorn). *crs* Crista sterni. *c* Coracoid.

am distalen Theile der Sternalplatte auftritt. Mit der Fortsetzung der Durchbrechung auf den abdominalen Sternalrand entsteht eine Incisiur, die unter den Ratiten bei Palapteryx und Apteryx vorkommt (Fig. 177) und bei den Carinaten in allen Übergängen zu der einfachen Fensterbildung (Fig. 175) erscheint. Indem die Sternalplatte mit dem die Crista tragenden medianen Theile sich lateral nochmals mit einer Incisur versieht, welche ebenfalls zu einem tiefen Eingreifen gelangen kann, kommen wieder bei anderen jederseits zwei an der Wurzel verbundene Processus abdominales zu Stande, die am bedeutendsten bei den Gallinacei ausgebildet sind (Fig. 176). Damit erfährt das Brustbein der Vögel bei den Carinaten eine weitgehende Umgestaltung.

Fig. 177.



Sternum und rechter Schulterknochen *c*, *s* mit Humerus *h* von Apteryx australis. *a* Sternum. *co* Rippen. (Nach BLANCHARD.)

Der Mangel eines Sternums bei den *Sauropterygiern* wird durch die mächtige Ausbreitung der Coracoidplatten compensirt. Eine einheitliche Knochenplatte wird als Sternum der *Pterosaurier* gedeutet. Ihre wie es scheint von einem Punkte ausgegangene Ossification, sowie das Fehlen von Incisuren für die Rippen, die, wenn ihre sternalen Enden auch knorpelig sind, doch Andeutungen der Verbindung hinterlassen müssten, lassen jene Deutung höchst zweifelhaft erscheinen. Ich sehe daher jene Knochenplatte als ein *Episternum* an, welches die, wie bei fast allen anderen Reptilien knorpelig gebliebene Sternalplatte bedeckte.

Die Andeutung einer Crista als einer medianen Verstärkung der Knorpelplatte kommt bei manchen *Lacertiliern* vor (Fig. 174 *A*, *Cr*). Die Fensterung ist paarig z. B. bei Grammatophora, Stellio, Uromastix, unpaar in Mitte der Sternalplatte befindlich bei Lacerta u. a.

Ob das bis jetzt an den beiden bekannt gewordenen Skeleten von *Archaeopteryx* fehlende Sternum knorpelig bestand, ist nicht sicher, wenn auch die Wahrscheinlichkeit dafür spricht.

Wie die Fenster im Sternum der Lacertilier besitzen auch jene der *Vögel* einen membranösen Verschluss, und die gleiche Membran bringt auch die Processus abdominales mit dem Mitteltheile in Zusammenhang. Ob aber die Fensterung immer als der Vorläufer einer Incisurbildung zu gelten hat, ist ungewiss und wird dadurch sogar unwahrscheinlich, als manche Sternalform mit ganz geringer Ausbildung einer Incisur besteht. Jedenfalls aber stehen beide Processe einander sehr nahe, wie sie ja auch das gleiche Endziel besitzen: eine Minderung des knöchernen Brustbeinvolums unter Erhaltung einer bedeutenden, der Muskulatur dienenden Oberfläche. Mit der Ausbildung der »Processus abdominales« kommt eine Änderung der Ossification zu Stande. Die ursprüngliche selbständige Verknöcherung beider Sternalhälften bleibt zwar erhalten, aber die Ossificationscentren sind näher an einander gerückt, gegen die Crista zu, die an ihrem vorderen Theile zuerst von der Ossification erreicht wird. Auch ein selbständiger Ossificationspunkt kann ihr zukommen, wie ein solcher auch in dem vorderen Seitenfortsatze des Sternums vorhanden sein kann. Die Processus abdominales ossificiren bei minderer Incisurbildung von dem Hauptstücke aus, aber bei tieferem Einschnitte erhalten sie einen besonderen Knochenkern. Diese Verhältnisse sind desshalb von Bedeutung, weil sie lehren, dass einheitliche Skeletgebilde mit dem Übergange vom knorpeligen in den knöchernen Zustand eine scheinbare Mehrheit von

Knochenstücken vorstellen können, welche bei minder kritischem Urtheil zu falschen Vorstellungen vom ursprünglichen Aufbaue des betreffenden Theiles führen. Die Vermehrung der Ossificationscentren ist im gegebenen Falle ganz zweifellos eine secundäre Erscheinung, welche dem Organismus durch raschere Förderung der knöchernen Ausbildung Vortheil bringt. Man vergleiche auch das oben S. 212 über die Verknöcherung der Epiphysenknorpel Angegebene.

Dass die am abdominalen Rande des Sternums und seiner Fortsätze befindlichen Knorpelreste nicht als »Xiphisternum« (W. K. PARKER) aufgefasst werden können, geht daraus hervor, dass ihnen keine ventralen Rippenportionen zu Grunde liegen.

Mit der Reduction des knöchernen Sternums steht die Ausbildung eines vorderen, zwischen Coracoid- und Costalverbindung befindlichen *Processus costalis* in Connex, dessen bereits vorhin gedacht ward. Die auf dem Wege der Incisurbildung erzielte Reduction des Sternums ist auch von einer Verschmälerung des die Rippen tragenden Abschnittes, sowie einer Minderung der Höhe des Brustbeinkammes begleitet. Die bedeutendste Knochenfläche des Sternums sammt Crista bieten die Trochiliden und Cypselus.

Eine Eigenthümlichkeit bietet das Sternum mancher Vögel durch Aufnahme der Luftröhre in seine Crista (Grus cinerea, Cygnus musicus u. Bewickii). Dieses Verhalten knüpft einmal an eine Verlängerung der Luftröhre und dann an die von beiden Seiten her erfolgende Ossification der Sternalplatte an, und bietet bei den einzelnen Gattungen manche Verschiedenheiten.

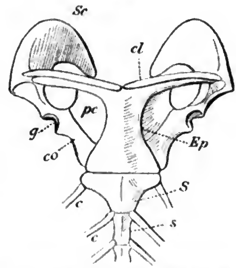
H. RATHKE, Das Brustbein der Saurier. Königsberg 1853. Über das Vogelsternum s. BERTHOLD, Beiträge z. Anat., Zoolog. u. Physiol. Göttingen 1831. BLANCHARD, Ann. Sc. nat. Sér. IV. T. XI. W. K. PARKER, A Monograph on the structure and development of the Schoulder-Girdle and Sternum in the Vertebrata. London 1868 (Ray Soc.). A. GOETTE, Beitr. z. vergl. Morphol. des Skeletsystems d. Wirbelthiere. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XIV.

§ 100.

Eine etwas größere Anzahl von Rippen als bei der Mehrzahl der Sauropsiden nimmt an der Sternalbildung der Säugethiere Theil. Die betreffenden Rippen verschmelzen terminal in eine knorpelige Längsleiste, welche wiederum von vorn nach hinten mit der anderseitigen in Verbindung tritt (RATHKE). An der Leiste giebt sich noch der Antheil jeglicher Rippe kurze Zeit hindurch zu erkennen (GOETTE). Von dem vordersten Abschnitt dieser Anlage geht eine ansehnliche Fortsatzbildung aus, welche sich bei den Monotremen bedeutenderen Umfangs erhält, und auch den übrigen Mammaliern nicht fehlt (*Prosternum*). Bei den *Monotremen* entsteht daraus der Kern einer besonderen, vom übrigen Sternum dicht vor der Verbindung desselben mit der ersten Rippe sich abgliedernden Skelettheiles, des sogenannten *Episternum* (Fig. 178). Diesem liegt zwar der vorgenannte Knorpel zu Grunde, allein sein Aufbau geschieht wahrscheinlich durch die Aufnahme eines ursprünglich dermalen Episternums, worüber unten berichtet wird. Wie das letztere schon bei Amphibien (Stegocephalen) die Clavicula angelagert hat, so nimmt der aus jener Combination hervorgegangene Skelettheil auch bei den Monotremen die Claviculae auf, mit seinem in zwei Äste ausgezogenen Vordertheil, während sein sternaler, also aus Knorpel entstandener Abschnitt der Verbindung mit den Coracoidea dient (vergl. Fig. 178). Darin kommt also ein beträchtliches Stück von sehr

primitiven Verhältnissen zum Ausdruck, und wenn es die erste Rippe ist, welche nach GOETTE's Beobachtung bei anderen Säugethieren die Grundlage jenes vordersten Sternaltheiles abgiebt, so liegt darin *die ursprüngliche Beziehung der Sternalbildung zum Schultergürtel*, wie es oben (S. 294) dargestellt ward.

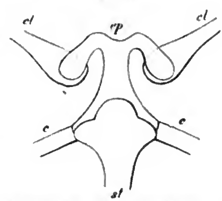
Fig. 178.



Schultergürtel und vorderer Abschnitt des Brustbeins von Ornithorhynchus. *Sc* Scapula. *co* Coracoid. *pc* Procoracoid. *g* Gelenkpfanne. *cl* Clavicula. *Ep* Episternum. *S*, *s* Sternum. *c* Rippen.

Mit der Reduction des Coracoid verliert jene Einrichtung ihre ursprüngliche Bedeutung, und jener Abschnitt des Sternums, den wir bei den Monotremen als Prosternum bezeichneten, wird einbezogen in den vordersten noch durch seine Breite ausgezeichneten Sternaltheil, welcher als *Manubrium* immer die erste Rippe aufnimmt. Dieser Umstand beweist, dass das Manubrium sterni der Säugethiere den hinter dem Prosternum der Monotremen folgenden Abschnitt (S) des Sternums bis zur Anfügestelle der zweiten Rippe mit umfasst. Die Beziehung dieses Manubrium zum Schultergürtel wird noch durch die Anfügung der Clavicula anfrecht erhalten. Wo diese ausgebildet besteht, fügt sie sich ans Manubrium, aber nicht direct, sondern durch nicht selten ossificirende Knorpelstücke, welche ich früher dem Episternalapparat zuzählte, welche aber richtiger als Abgliederungen der knorpeligen Grundlage der *Clavicula* aufgefasst werden (GOETTE), wenn auch daraus keine Erklärung für die Phylogenese der Einrichtung hervorgeht. Immerhin liegt aber doch eine durch sie vermittelte Beziehung zum Episternalapparat in der Verbindung vor. Der Übergang des knorpeligen Prosternum in das Manubrium ist bei den Marsupialiern noch nicht ganz vollzogen und ein vor der ersten Costalverbindung befindlicher Fortsatz deutet ihn an und besteht auch bei manchen Monodelphen, wohl auch durch selbständige Verknöcherung ausgezeichnet (Helamys) und auch sonst, z. B. bei Talpa, bei Edentaten, bleibt das Prosternum, wenn auch mit dem Manubrium synostosirt, und wie ein vorderer Abschnitt desselben erscheinend, unterscheidbar (Fig. 179). Wenn in solchen Fällen der primitive Zustand wenigstens noch angedeutet ist, so geht er bei der Mehrzahl verloren, indem das Prosternum völlig im Manubrium aufgeht. Eine prosternale Ossification, die zuweilen auch

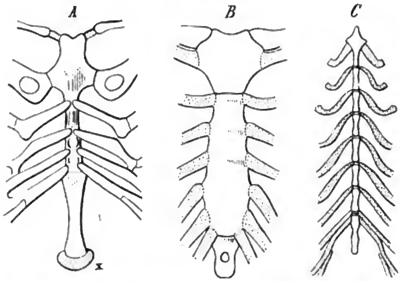
Fig. 179.



Episternum mit seinen Verbindungen von einer jungen Beutelratte. *st* vorderes Ende des Sternums (ossificirt). *ep* Episternum (Prosternum) (knorpelig). *cl* Clavicula. *c* die beiden ersten Rippen.

paarig auftreten kann, wie die hin und wieder auch beim Menschen vorkommenden sogenannten »Ossa suprasternalia«, ist der letzte Rest ursprünglicher Selbständigkeit.

Fig. 180.



Sterna mit Rippentheilen und Claviculae: *A* Dasypus, *B* Mensch, *C* Hund. *x* Xiphoidfortsatz.

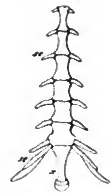
Auch dem *Manubrium* selbst ist keine Dauer beschieden. Indem es dem in es aufgegangenen Prosternum die Verbindung der Clavicula abgenommen hat, ist sein Schicksal an diese geknüpft (vergl. Fig. 179). Es erfährt mit der letzteren in der Regel Rückbildungen, und wird bei allen Säugethieren mit rudimentärer oder gänzlich fehlender Clavicula zu einem vor dem übrigen Sternum nicht mehr ausgezeichneten Abschnitt, an welchem aber nicht selten der vordere Fortsatz als letzter Überrest der bei Monotremen so mächtigen Ausbildung eines Prosternalapparates sich erhält.

Der übrige Theil des Sternums (*Mesosternum*) bildet einen mehr oder minder gleichartigen Skeletcomplex, welcher die Rippen von der zweiten an trägt, distal zumeist in gedrängterer Weise. Mit der Ossification gliedert er sich in einzelne metamere Stücke, an deren Verbindung die Rippen sich anfügen. Während bei den Monotremen ein letztes Rippenpaar, eng an einander gefügt, den Abschluss bildet, kommt den anderen noch eine, meist in eine knorpelige Verbreiterung auslaufende Fortsetzung zu, der Schwertfortsatz (*Xiphisternum*). Dieses nur selten (z. B. bei Choloepus) fehlende Gebilde leitet seine Herkunft von ventralen Rippenportionen ab, welche den Anschluss an ihre vertebralen Abschnitte verloren, und bietet als eine Art von rudimentärem Organ Variationen, wie solche von dem am genauesten bekannten Sternum des Menschen nicht wenige bestehen. Die Mehrzahl der Säugethiere behält die durch die Ossification entstandene Gliederung, aber bei den Anthropoiden kommt eine Verschmelzung der einzelnen Glieder zu Stande, wie sie auch dem Menschen zukommt. Damit pflegt auch das Manubrium später in den einheitlichen Sternalverband aufgenommen zu werden.

Während die Länge des Sternums durch die Zahl der es tragenden Rippen bedingt wird, kommen für seine Breitenentfaltung andere Factoren in Betracht, und unter diesen steht wieder die Beziehung zum Schultergürtel obenan. Im Allgemeinen findet bei ausgebildetem Manubrium eine distale Verschmälerung statt, während die Reduction desselben die mindere Breite auf den vorderen Abschnitt

verlegt, wie dieses bei den Ungulaten am meisten ausgeprägt sich findet (Fig. 181). In allen Punkten zeigt sich somit das Sternum der Säugethiere in Abhängigkeit vom Schultergürtel, auch da, wo eine directe Verbindung längst verschwunden ist. Diese Beziehung theilt es zwar auch mit dem Sternum der Amphibien und Sauropsiden, allein es kommt damit eine nähere Beziehung nur zu den ersteren zum Ausdruck, in so fern von den dort vorhandenen einfacheren Einrichtungen ein Übergang zu jenen der Säugethiere noch möglich erscheint. Bei alledem liegen die Sternalbefunde der Säugethiere in weiter Entfernung von jenen Zuständen.

Fig. 181.

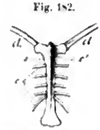


Sternum von *Cervus capreolus*. *sc* Rippenknorpel. *x* Schwertfortsatz.

Dass ein wahres Episternum sich mit sternalem Knorpel zum Episternum der Monotremen verbindet, geht aus den Darstellungen von W. K. PARKER bei jungen Echidnen hervor. Die Frage bedarf aber noch genauerer Prüfung, ebenso wie die Angaben GOETTE's von einem paarigen »Episternum« bei Embryonen monodelpher Säugethiere. Es ist dort nicht zu ersehen, aus welchem Gewebe jene »Episternumanlagen« bestehen. Da es kein ursprünglich »knorpeliges« Episternum giebt (s. unten), wenn auch bei Monotremen sternale Knorpeltheile mit den knöchernen zusammentreten, da ferner ebenso wenig knöcherne Theile in knorpelige sich umwandeln, erscheinen jene Angaben mir nicht gut verwerthbar.

Die Zahl der an das Brustbein sich anfügenden Rippen steht im Zusammenhange mit den Gliedern des Mesosternum. Sie ist manchmal innerhalb engerer Gruppen recht verschieden, so z. B. bei den Faulthieren, wo bei Choloepus 16 Glieder auf das Manubrium folgen, indess Bradypus deren nur 6, allerdings mit einem daran angeschlossenen xiphisternalen Stücke, besitzt. Eine Reduction ergiebt sich bei den *Cetaceen*. Die Zahnwale besitzen noch eine Folge von drei Gliedern hinter dem Manubrium, während bei den Bartenwalen nur das Manubrium sich erhalten hat. Auch bei den *Sirenen* sind bedeutende Reductionen vorhanden.

Fig. 182.



Sternum von *Vespertilio murinus*. *s* Sternum. *c'* Crista. *cl* Clavicula. *c* Rippen.

Als eine selbständige Anpassung an die Brustmuskulatur ist eine bei Chiropteren ausgebildete Crista anzusehen, die vom Manubrium aus auf das Sternum sich herabzieht (s. Fig. 182). Mit der Crista des Vogelsternums hat die Einrichtung nur functionelle Gleichwerthigkeit.

Die Ossification des Mesosternums lässt in ihrem paarigen Auftreten hin und wieder noch eine Beziehung zur Duplicität der ersten Anlage erkennen. So bei Monotremen, wo sie, wie es scheint, noch perichondral beginnt (Echidna, W. K. PARKER). Bei breiter Sternalgestaltung kommt eine paarige enchondrale Ossification zu Stande, die nicht immer in der regelmäßigen Anordnung sich hält.

H. RATHKE, Zur Entwickelungsgesch. der Thiere. Arch. f. Anat. u. Phys. 1838. S. 365. W. K. PARKER (op. cit.). GOETTE (l. c.). G. RUGE, Über die Entw. des Sternums. Morph. Jahrb. Bd. VI.

In dem Zusammenhange mit dem Sternum ergeben sich an den Rippen mannigfache Befunde. Die continuirliche Verbindung wird unter den Reptilien am meisten

bei Lacertiliern wahrgenommen, wenn sie auch nicht exclusive besteht. Wo Ossification distaler Rippenstrecken erscheint, ist die Sternalverbindung in der Regel freier, auf Kosten der Continuität. Letztere erhält sich an der ersten Rippe beim Menschen, und die folgenden Rippen bieten verschiedene Stadien einer Doppelarticulation, auch bei Säugethieren. Die letzten Rippen sind dann ganz frei geworden und stehen mit dem Sternum nur in Bandverbindung, was auch an einer größeren Anzahl von Rippen vorkommen kann (Fig. 180 *A*).

Von den dermalen Sternalgebilden.

§ 101.

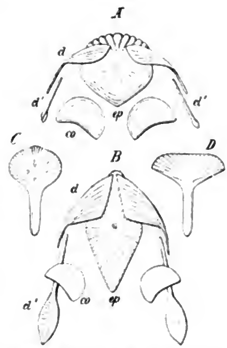
Wie am Kopfskelet das Integument an der Herstellung knöcherner Skelettheile innigen Antheil hatte, und ebenso bei der Wirbelsäule auf solche Beziehungen verwiesen werden konnte, so kommt auch an der ventralen Körperoberfläche eine Ausbildung knöcherner Theile zu Stande, welche entweder zum inneren ursprünglich knorpeligen Skelet Anschlüsse gewinnen, oder sich zu inneren Skelettheilen umgestalten, ohne ihren Charakter völlig zu verlieren. Wir unterscheiden diese Gebilde in ein vorderes, dem Sternum angeschlossenes, und dadurch auch zum Schultergürtel Beziehungen gewinnendes, das eigentliche Episternum, und einen Complex der Abdominalregion angehöriger Theile, das Parasternum.

Schon unter den Fischen bestehen bei Ganoiden ventrale, dem Unterkiefer benachbarte Knochenplatten, zwei bei *Crossopterygiern*, eine unpaare größere bei den *Amiaden*. Sie lehren uns die Ausbildung bedeutender Knochengebilde im Integument einer Region, welche nur wenig weiter nach vorn sich befindet, als jene, in welcher bei fossilen Amphibien ähnliche knöcherne Plattenstücke vorhanden sind. Die Differenz der Lage könnte zwar mit am Kiemenapparat entstandener, und damit auch auf den Schultergürtel wirkender Lageveränderung in Connex gedacht werden, allein es dürfte die Verwerthung jener Gebilde bei Fischen nur fürs Allgemeine einer directen Vergleichung mit dem Verhalten bei Amphibien vorzuziehen sein, zumal von den medialen Knochen eine ganz andere Beziehung nachweisbar wird. So mögen jene *Kehlplatten* bei Fischen nur der Kategorie ventraler Hautskeletbildungen zugehören, aus welchen bei den Amphibien neue Einrichtungen beginnen.

Von solchen Knochenplatten ist eine von besonderem Interesse. Sie findet sich allgemein bei den *Stegocephalen* und lässt bei vielen noch *ihre Zugehörigkeit zum Hautskelet* erkennen, während sie bei anderen als bereits in das innere Skelet aufgenommen sich darstellt, und in beiden Fällen mit den sie theilweise überlagernden Claviculae ähnliches Verhalten darbietet (Credner). Diese, die Gegend des knorpelig gebliebenen und in einzelnen Fällen wahrscheinlich nur durch Verkalkung ausgezeichneten Sternums überlagernde Knochenplatte ist das *Episternum* (Fig. 183 *A, B, ep*). Bald mehr in die Länge, bald in die Breite entfaltet, gewinnt es bei manchen eine bestimmtere (Fig. 183) Form, indem es vorn nach beiden Seiten und hinten in einen medianen Fortsatz ausgezogen sich darstellt (Discosaurus, Hylonomus, *C, D*).

Bei den lebenden Amphibien hat sich keine Andeutung dieser Einrichtung erhalten und es ist zweifelhaft ob die Ossification des bei einem Theile der Anuren bestehenden einst gleich benannten Skelettheiles aus jenen dermalen Strecken entstand, die wir erst bei den *Reptilien* wieder antreffen. Wenn auch bei den *Schildkröten* das vordere mediane Knochenstück des Plastrum (Figg. 88. 89 *a*) wahrscheinlich der gleichen Hautskeletbildung entsprang, welche bei den Stegocephalen das Episternum herstellte, so treten doch erst bei den *Lacertiliern* und *Rhynchocephalen* sicherer zu deutende Befunde auf, und wir treffen an dem jetzt nicht mehr mit dem Integument zusammenhängenden Knochen auch bestimmte Beziehungen zu Sternum und Schultergürtel. In jenen beiden Abtheilungen liegt es mit einem mehr oder minder langen medianen Theile (Fig. 183 *A*, *B ep*, *C*, *D*) auf dem Sternum und ist vorn in zwei laterale Fortsätze ausgezogen (Fig. 184 *t*), wodurch es eine T-förmige Gestalt empfängt, die auch in die Kreuzform übergehen kann (s. auch Fig. 174 *Ep*). An den vorderen Theil fügt sich die Clavicula (*cl*).

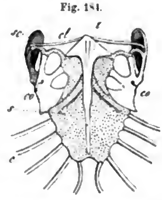
Fig. 183.



Brustgürteltheile von *A* Branchiosaurus, *B* Archegosaurus, *C* Discosaurus, *D* Hylonomus. (Nach H. Credner.)

Als ein lanzettförmiges, dem knorpeligen Sternum auflagerndes, aber es vorn wie bei Lacertiliern überragendes Knochenstück trifft sich das Episternum der *Crocodile* (Fig. 86 *E*), bei den *Vögeln* ist es aber verloren gegangen. Wenn man die Crista sterni zum Theil aus der »Anlage« eines Episternums hervorgehen lässt, so ist dagegen zu erinnern, dass das Episternum als ein nur durch Knochengewebe hergestellter Skelettheil, vor dem Auftreten der Knochenbildung überhaupt gar nicht vorhanden ist, und dass seine Stelle einnehmendes Bindegewebe, in welchem in anderen Fällen das Episternum entsteht, nicht in dem Sinne, wie ein Knorpelstück die Anlage eines Knochens bildet, aufgefasst werden kann, ohne dass sehr differente Verhältnisse eine Vermischung erfahren.

Fig. 184.



Sternum und Schultergürtel von Uromastix spinipes. *s* Sternalplatte. *c* Rippen. *sc* Scapula. *co* Coracoid. *cl* Clavicula. *t* Episternum. Die knorpeligen Theile des Sternums und der Coracoidea sind punktirt.

Während bei Amphibien (Stegocephalen) und Reptilien das Episternum seine dermale Herkunft durch seine Genese bekundet, und nur in der Anlagerung ans Sternum eine Beziehung zum Knorpelskelet empfängt, so kommen bei den *Säugethieren* andere Verhältnisse zur Geltung.

Ein Episternum erscheint nur bei den Monotremen und zwar als Belegknochen eines vom Sternum gebildeten Knorpels (Prosternum), mit welchem es, so weit unsere gegenwärtige Erfahrung reicht, zu einem einheitlichen Skelettheil sich vereinigt. Man kann diesen Theil ein Episternum nennen, weil er vom primären Episternum seinen Charakter empfängt, nicht bloß von ihm aus ossificirt, sondern auch in der Gestaltung seines vorderen in zwei seitliche Äste ausgezogenen Abschnittes an die niederen Befunde erinnert, mit denen er auch den an jene beiden Äste stattfindenden Anschluss der Schlüsselbeine theilt. Durch die Gleichheit der Bezeichnung soll aber die Besonderheit nicht verwischt werden, welche in jener Verbindung mit dem inneren Skelete sich ausprägt und einen von den primitiven Verhältnissen weit entfernten Zustand vorstellt (vergl. Fig. 178).

Diese Verschmelzung hat zum Untergange der selbständigen Existenz des Episternum geführt, der sich bei den übrigen Säugethieren derart vollzogen hat, dass keinerlei Theile des vorderen Sternalabschnittes, wo ein solches noch als Prosternum unterscheidbar ist, einem Episternum vergleichbar sind. Es ist aufgegangen in die Ossification des Prosternums, welches selbst wieder in das Manubrium sterni aufgenommen wird, in welchem durch die Costalverbindung bereits eine mesosternale Bildung sich ausspricht. Dieser Untergang des Episternums knüpft aber an Veränderungen der Claviculae an, die beim Schultergürtel zur Darstellung kommen.

Unter den *fossilen Sauriern* sind noch mancherlei Episternalbildungen beschrieben, die jedoch größtentheils schon mit den Befunden, wie wir sie oben von den *Stegocephalen* an vorführten, in Zusammenhang zu bringen sind. Ein bei *Sauropterygiern* zwischen den als Claviculae aufgefassten Knochen befindliches Stück ist vielleicht aus einem Episternum entstanden, und bei den *Dinosauriern* zeigt Iguanodon ein interclaviculäres Skeletgebilde, welches jedoch für jetzt nur mit Hintansetzung einer strengeren Vergleichung beim Episternum eine Einordnung empfangen könnte. Viel eher kommt der als Sternum gedeuteten Knochenplatte der *Pterosaurier* die Bedeutung eines Episternums zu (s. oben). Sie mag unter dem Einflusse einer mächtiger entfalteten Brustmuskulatur, wie sie die Flugwerkzeuge voraussetzen lassen, auf dem, wie bei fast allen Reptilien, knorpelig gebliebenen Sternum ihren Umfang erlangt haben, der ebenso der Muskulatur wie dem Sternum dient, indem er der ersteren eine feste Ursprungsstelle bietet, welche das Sternum von der Wirkung des Muskelzuges befreit.

Bei den *Vögeln* werden die als *Interclavicula* bezeichneten Skelettheile schon desshalb von den wahren Episternalgebilden auszuschließen sein, weil bei ihnen Knorpel in Verwendung kommt, dessen Herkunft dunkel ist. Es scheint mir auch angemessener, so wenig sichere, neue Erfahrungen erfordernde Befunde als offene Fragen zu betrachten, anstatt sie in eine Schablone zu drängen.

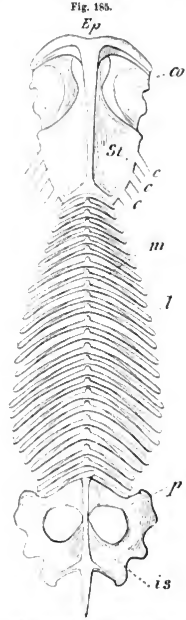
§ 102.

Ähnlich dem aus seiner ersten Bildungsstätte, dem Integument, phylogenetisch zur Bedeutung eines inneren Skelettheiles gelangten Episternum, werden auch noch weiterhin, in der Abdominalregion, Theile des Hautskelets in Beziehungen zu inneren Organen gebracht, und gerathen dabei in Verhältnisse, die sie einem Sternum vergleichen ließen. Einige *Teleostei* besitzen an der Bauchkante eine Reihe mehr oder minder noch vom Integument bekleideter Hartgebilde, die, aus Schuppen

hervorgegangen, eine mediane, gegen die Rippenenden sich erstreckende Panzerung bilden (Clupea, Alosa, Zeus). Es liegt darin ein Versuch vor, der nicht weiter geführt wird, und mit den bei Amphibien auftretenden Einrichtungen in keinem directen Zusammenhange steht.

Erst bei den *Stegocephalen* beginnen neue, in eine bestimmte Reihe sich fortsetzende Einrichtungen, die ich als *Parasternum* bezeichnen will. Von dem aus knöchernen Schuppen gebildeten Hautskelet, welches diesen alten Amphibien in noch früheren Zuständen wohl am gesammten Körper zukam, ist nur der die Ventralfläche des Körpers überkleidende Theil erhalten geblieben, und dieser zeigt sich uns in bestimmter Anordnung seiner Theile, die wir schon beim Hautskelet (S. 170) in nähere Betrachtung zogen. Aus dem dort Dargestellten entsprangen Zustände, in denen die im Integument entstandenen Gebilde *durch ihre Einbettung in die Bauchmuskulatur als Bauchrippen erschienen* (Credner). Mag man auch bei der Beschränkung unserer Kenntnis auf die bloßen Skelettheile daran zweifeln, dass der letzterwähnte Zustand schon bei Stegocephalen erreicht wurde, so lässt doch der angeführte Befund keine andere Deutung zu und die Vergleichung erhebt jene Annahme zur Gewissheit.

Fig. 185.



Parasternum mit Schultergürtel und Becken von Sphenodon punctatum. *St* Sternum. *c* Rippen. *Ep* Episternum. *co* Coracoid. *m* mediane, *l* laterale Stücke des Parasternums. *p* Pubis. *is* Ischium.

Jene als Bauchrippen bezeichneten Gebilde stellen mit ihrem Complex das *Parasternum* oder Bauchsternum vor, welches auch im Bereiche der Reptilien eine Verbreitung besitzt. Es bildet bei den *Rhynchocephalen* einen bedeutenden Apparat, der sich vom Sternum bis zum Becken erstreckt, vorn schmal, nach hinten sich verbreiternd, und erst gegen das Becken wieder an Breite abnehmend. Die es darstellenden Knochenstücke sind quere, in der Mitte sanft vorwärts gebogene Spangen, deren jede aus drei Theilen sich zusammensetzt. Das Mittelstück (Fig. 185 *m*) ist mit einem vorderen Vorsprung versehen, welcher das vorhergehende nahezu erreicht, und hier, also in der »Linea alba« einen ligamentösen Zusammenhang des Ganzen vermittelt. Beiderseits spitz verlaufend, verbindet es sich mit den lateralen Stücken (Fig. 185 *l*), welche, gleichfalls zugespitzt, dem Vorderende angeschmiegt sind. Dadurch gewinnt jede der Spangen eine gleichmäßige Breite. Diese Knochenspangen durchsetzen den geraden Bauchmuskel, welcher durch sie in eben so viele

Metameren getheilt wird. Die Metamerie entspricht aber nicht jener der Rippen, denn es trifft deren eine auf je zwei Bauchrippen, und die das Parasternum erreichenden Rippen überspringen je eine der Spangen derselben.

In anderer Art erscheint das Parasternum der *Crocodile*. Knöcherne Spangen finden sich hier gleichfalls im Rectus abdominis, aber ihre Metamerie entspricht jener der Rippen. Sie werden uns durch laterale Theile vorgestellt, die jene Faserstränge der Linea alba erreichen, vorn schwächer, hinten stärker sind (vergl. oben Fig. 86). Während der vorderste beiderseits in der Regel einfach ist, werden die übrigen aus zwei, an Länge meist verschiedenen Theilen zusammengesetzt, die aber fest mit einander verbunden sind. Sowohl durch die Congruenz der Metamerie, als durch das Fehlen medianer Stücke drückt sich bei den Crocodilen ein niederer Zustand als bei den Rhynchocephalen aus, denn die medianen Stücke der letzteren sind wahrscheinlich aus einer Concrescenz hervorgegangen, da bei Stegocephalen noch keine Andeutung für sie besteht. Die Incongruenz mit der Körpermetamerie erscheint aber als ein früherer Zustand, und ist schwerlich durch Verschiebungen metamerer Glieder der Parasternalspangen entstanden, denn bei Stegocephalen zeigt sich eine die Rumpfmetameren übersteigende Zahl jener knöchernen Streifen, deren sogar 6—7 lateral durch ähnliche Knochentheile unter sich in Zusammenhang stehend, mit je einem Rippenpaare verbunden sind (Kadaliosaurus, CREDNER). Demgemäß waltet auch bei den Rhynchocephalen ein primitiverer Zustand als bei den Crocodilen, in Bezug auf die erhaltenen Skelettheile, aber in dem Bestehen medianer Stücke ist bei den ersteren gegen die Stegocephalen und Crocodile ein Fortschritt ausgedrückt, eine Veränderung, welche auch bei *Ichthyopterygiern* und *Sauropterygiern* sich ausgebildet hatte. Da auch bei manchen *Dinosauriern* noch parasternale Theile vorkommen, macht sich die bei den Amphibien aus dem Integument erworbene Einrichtung somit in bedeutendem Umfange geltend, zumal auch die Flugsaurier Bauchrippen besaßen, und ebenso Archaeopteryx. Erst bei Vögeln und Säugethieren sind sie völlig verschwunden.

Bezüglich des *Episternum* und des *Parasternum* s. die beim Sternum angeführte Literatur, dazu noch CREDNER, Die Urvierfüßler.

Zu den Parasternalgebilden gehört auch der größte Theil des Plastron der Schildkröten, welches wir beim Schultergürtel zu analysiren haben. Die Bauchrippen von Pterodactylus erweisen sich dem bei Sphenodon dargestellten Verhalten gemäß. Ein medianes Stück trägt jeweils zwei laterale. Nur aus lateralen Stücken (12—13 Paare) ist das Parasternum von Archaeopteryx zusammengesetzt (DAMES).

Vom Kopfskelet.

Aufbau des Kopfskelets.

§ 103.

Die Gliederung der Wirbelsäule in metamere Gebilde, verbunden mit einer auch an anderen Organen des Rumpfes ausgesprochenen Metamerie, nicht minder

das Bestehen einer Metamerie an der vom respiratorischen Darmabschnitt eingenommenen Körperregion bei Amphioxus, müssen die Frage erwecken, ob nicht auch dem Kopfe der Cranioten ein metamerer Aufbau zu Grunde liege und ob nicht dem entsprechend die dem Kopf zugetheilten Skeletbildungen aus metameren Einrichtungen hervorgegangen seien. Diese in der »Wirbeltheorie« des Schädels sich concentrirende Frage war von Alters her ein morphologisches Problem, welches nach dem jeweiligen Zustande der Wissenschaft und dem individuellen Standpunkte derer, die sich jene Aufgabe stellten, eine verschiedenartige Behandlung erfuhr. Demgemäß mussten auch die Ergebnisse sehr verschiedene sein. Die von Vielen bezüglich der Resultate der Ontogenese gehegten, manchmal geräuschvoll verkündeten Hoffnungen sind nicht in Erfüllung gegangen, indem die ersten Zustände des um den vorderen Chorda-Abschnitt sich anlegenden Knorpelcraniums, also gerade da, wo die unmittelbare Fortsetzung in das zur Wirbelsäule sich ausbildende Achsenskelet besteht, keine Andeutung einer Metamerie erkennen ließen. Wo dann später in solchen Theilen etwas Metamerenartiges sich zeigen mochte (bei Säugethieren), da ergab es sich keineswegs zur Begründung einer metameren Genese des Craniums geeignet. Der Frage nach dem Aufbau des Kopfskelets hat also jene vorherzugehen, welche die Natur des Kopfes selbst betrifft. Sie lautet: Ist der Kopf ein dem übrigen Körper fremd gegenüberstehendes Gebilde, welches, wenn auch in manchen Punkten mit dem Rumpfe übereinkommend, doch schon von vorn herein eigenartig sich darstellt, oder ist im Kopfe nur eine Differenzirung von Einrichtungen gegeben, welche auch am übrigen Körper bestehen?

Vom ontogenetischen Gesichtspunkte aus hat sich nur die Eigenartigkeit der Bildung des Kopfes ergeben; dem Cranium fehlt die Metamerie, und wenn sie auch an den die respiratorische Kopfdarmhöhle umziehenden Kiemenbogen wahrnehmbar ist, so konnte man, dieses als »Branchiomerie« bezeichnend (VAN WIJHE), die ganze Metamerie des Kopfes als darauf beschränkt darstellen, womit bei der längst bestehenden Kenntnis der Natur der Kiemenbogen kein Fortschritt der Erkenntnis gegeben war. Die Erwägung, wie viele und wie bedeutsame von jenen des Rumpfes verschiedene Einrichtungen der *Kopf* der Cranioten beherbergt, muss aber vor Allem die Vorstellung einer langen und weit zurückreichenden Geschichte dieses Körpertheils begründen. Außer dem schon bei den Cyclostomen in relativer Ausbildung sich darstellenden Gehirn sind es vor Allem die Sehorgane, welche bei den Cranioten in hohem Grade complicirt, keine eigentlich niederen Zustände mehr erkennen lassen, und wie sehr auch die Ontogenese des Auges klar gestellt ist, so ergiebt sich doch durch dieselbe kein Stadium, welches einen praktisch wirksamen Zustand des Organs, einen solchen, in welchem es einmal seine Function begonnen und weitergebildet haben mochte, sicher erkennen ließe. Und doch können alle in die Zusammensetzung des Auges eingetretenen Theile nur auf einem sehr langen Wege der Phylogenese erworben worden sein, welchen Weg die Ontogenese nur in bedeutender Verkürzung darstellt. Wie dieses dem Kopfe zugetheilte Organ entschwundene Zustände nothwendig voraussetzen lässt, so

wird man ebenso auch für alle anderen Bestandtheile des Kopfes und schließlich am gesammten Körpertheile solche Veränderungen nicht von vorn herein absprechen dürfen, zumal ja nicht wenige derselben, wenn auch nur stückweise, ontogenetisch erkennbar sind. Da wo die Ontogenie ihren Dienst versagt, ist der Weg der Phylogenie zu betreten, durch die Vergleichung verschiedener Organisationsbefunde sowohl, als auch durch das Aufsuchen der dem Process der Cephalogenese etwa zu Grunde liegenden causalen Momente.

Bei Amphioxus sehen wir einen bedeutenden Theil des Körpers mit dem respiratorischen oder Kiemendarm versehen, und begegnen hier im dorsalen Abschnitt derselben Metamerie, wie sie fernerhin über den übrigen Körper sich erstreckt, auch ist dieselbe, wenigstens in jüngeren Stadien am Kiemendarm mit der entsprechenden dorsalen Region in Übereinstimmung, indem die ersten zwölf Kiemenspalten den dorsalen Metameren genau entsprechen (HATSCHEK). Der ganze Körper folgt der metameren Organisation. Was daran allmählich gestört wird, wie es schon mit einer Asymmetrie der Myomeren sich darstellt, auch mit Veränderungen in der Kiemenregion, dadurch, dass die hintersten Kiemen sich durch Theilung vermehren und eine bedeutende Ausdehnung des Kiemenkorbes caudalwärts bedingen, ist untergeordnet gegen die Bedeutung des primären Verhaltens. Nicht minder untergeordnet ist hier die Erstreckung der dorsalen Metamerie in präoraler Richtung. Sie zeigt uns an, dass auch vor dem von den Kiemen eingenommenen Abschnitt, am ganzen Vordertheil des Körpers eine Metamerie besteht.

Wenden wir uns vom Amphioxus zu den Cranioten, um bei diesen zu ermitteln, wie sie sich in Bezug auf die Kopffrage zu ersterem verhalten, so gewinnen wir im Kiemendarm den ersten Anhaltspunkt. Auch bei den Cranioten wiederkehrend, gehört er dem Kopfe an, dessen ventrales Gebiet er mit seiner Wandung vorstellt. Wenn wir nun den Kiemendarm von Amphioxus mit dem Kopfdarm der Cranioten vergleichen, so können wir auch den gesammten vorderen Körpertheil von Amphioxus, dem jener Darmabschnitt angehört, als *dem Kopfe der Cranioten entsprechend* betrachten, wie das schon vor langer Zeit von mir ausgesprochen ward. Das wird noch dahin zu präcisiren sein, dass wir nur jenen Abschnitt des Körpers von Amphioxus in Betracht nehmen, in welchem die Metamerie dorsal und ventral in Correspondenz steht. Alles Speciellere ist aber schon desshalb von geringer Bedeutung, weil Amphioxus doch nicht eine directe Stammform vorstellt, wenn er auch einer solchen nahe stehen mag. Es ist desshalb auch die Ermittelung der für die Vertebraten maßgebenden Metamerenzahl ohne sicheres Fundament. Die Verschiedenheit vom Kopfe der Cranioten ist nur der Ausdruck der bedeutenden Entfernung zwischen dem Acranier- und Craniotenzustand, und keineswegs ein fundamentaler Unterschied, denn wie aus jeglichem indifferenten Zustande ein differenzirter sich ableitet, so ist auch hier ein solcher von jenem Ausgangspunkt ableitbar, sobald wir nur erkannt haben, dass in Amphioxus ein Vertebratenzustand niederster Art besteht. Das berechtigt zur Annahme, dass für die Vorfahren der Cranioten ein ähnlicher Zustand bestanden habe, welcher auf dem

Wege der Phylogenese umgestaltet ward. Die Causalmomente dieser Umgestaltung lehrt die Vergleichung.

Die Minderung der Kiemenzahl bei den Cranioten, sowie die bedeutende Ausbildung der einzelnen Kiemen, wie sie schon bei Cyclostomen und Selachiern Amphioxus gegenüber besteht, lässt auf einen Verlust von Kiemen schließen, wie ein solcher in der That noch innerhalb der Selachier, und von da fortgesetzt bei den übrigen Fischen und bei den Amphibien sich darbietet. Die hier nachweisbare Reduction hinterer Kiemen erscheint dann als der Rest eines in seinem ganzen Umfange nicht mehr direct erkennbaren regressiven Processes, der bei den Vorfahren der Cranioten einen großen Abschnitt des Kiemendarmes betraf und an die *compensatorische Ausbildung vorderer Kiemen* geknüpft war. Daraus entsprang auch eine *Verkürzung des dorsalen Abschnittes* jener Region, von welchem Vorgange gleichfalls noch ein Stück in der Ontogenese erhalten blieb. Wie viele Kiemen verschwanden, wird nicht zu bestimmen sein, da ihre Zahl bei der Urform, wie diese selbst, unbekannt ist. Diese Zahl mit jenen von Amphioxus übereinstimmend zu halten, mag man dabei nur die primären oder auch die später hinzugekommenen im Auge haben, ist nicht gerechtfertigt. Es kann also nur von einer unbestimmten Anzahl von Kiemen die Rede sein.

Die wohl an jene der höheren Sinnesorgane geknüpfte Ausbildung des Gehirns musste fernere Sonderungen hervorbringen, welche jenen vordersten Körpertheil im Gegensatz zum übrigen Körper als dessen »Kopf« sich gestalten ließen. Dass hierbei auch die schon bei Amphioxus complicirte Umgebung des Einganges (Stomodaeum) in die Kopfdarmhöhle durch mannigfache Sonderungen bedeutsam werden musste, lehren die Cyclostomen, deren beide Abtheilungen durch die großen Verschiedenheiten dort bestehender Einrichtungen auf eine in weit zurückliegenden Zeiten entstandene Divergenz dieser Verhältnisse deuten. Auch für die Gnathostomen wird die Umgebung jenes Einganges wichtig für die Gestaltung des Kopfes. Im Allgemeinen treffen wir also *von außen* kommende Einwirkungen im Spiele; Sinneswerkzeuge und Gehirn mit seinen verschiedenen Abschnitten bilden eine Reihe auf einander wirkender Einrichtungen, welche das dorsale Gebiet morphologisch beherrschen, während das ventrale Gebiet, vom Kopfdarm eingenommen, durch wieder von außen her wirkende, weil mit Nahrungsaufnahme und Athmung in Connex stehende Einflüsse Umgestaltung empfing. Bei den betreffenden Organsystemen folgt eine genauere Darlegung dieser Verhältnisse, welche daher hier nur anzudeuten sind.

Eine nicht minder wichtige Quelle der Metamerie fließt aus dem Muskelsystem. Von dem bei Amphioxus Bestehenden sind bei den Cranioten nur noch Reste vorhanden. Bei Cyclostomen sind solche nicht in Übereinstimmung mit denen der Gnathostomen (Selachier) und für beide Abtheilungen sind die bezüglichen Thatsachen noch viel zu wenig sichergestellt, als dass sie der Vergleichung dienen könnten. Mit Bestimmtheit kann nur gelten, dass die bei Amphioxus vorhandene Einrichtung nicht mehr besteht. Die Muskelsegmente (Myomeren) der Anlage des Kopfes der Cranioten vertheilen sich vor und hinter der Gehörorgan-

anlage und werden als sehr verschiedenwerthige anzusehen sein. Von den präotischen (3—4), die die Muskulatur des Augapfels entstehen lassen, scheint das vierte zu verschwinden, während die metaotischen, ihren Beziehungen zu Nerven gemäß, dem Kopfe ursprünglich fremd sind, und wohl aus vorderen hierher gewanderten Rumpfsomiten entstanden, welchen Vorgang die Ontogenese noch theilweise zeigt. Wollten wir aber auch diese Somite dem Kopfe zugehörig betrachten, so ist doch damit nichts weniger als eine Übereinstimmung mit den Acraniern gegeben, und es bleibt nur zu constatiren, dass die Myomerie des Kopfes defect geworden, und dass von dem primitiven Zustande der Acranier sich nur Andeutungen erhielten. Wie sonst in so vielen Fällen blieben nur jene Anlagen bewahrt, welche zu bestimmten Organen Verwendung fanden, und was verschwand hat uns das ontogenetische Zeugnis seiner früheren Existenz vorenthalten.

Das nicht mehr erfolgende Auftreten von realen Kopfsomiten, wie sie Amphioxus in der dem indifferenten Zustande eines Kopfes entsprechenden Körperregion darbietet, muss von Bedingungen abhängen, welche die Muskulatur entbehrlich machten. Da ein völliges Verschwinden vollständiger Kopfmetameren, schon bei dem Fortbestehen von gewissen Organen desselben wohl ausgeschlossen sein dürfte, wird es sich mehr um eine Rückbildung der bezüglichen Muskulatur handeln, und für diese wird in dem Verluste der Beweglichkeit der betreffenden Abschnitte die Ursache liegen. Auf welche Weise dieser Verlust entstand, ist bei dem Fehlen aller Übergangsstadien nur so weit erschließbar, als die Entstehung parachordaler Knorpel in jenem Kopfbereich die Annahme einer Concrescenz metamerer Bildungen gestattet.

Aus der Vergleichung von Cranioten und Acraniern ergiebt sich also, dass dem Kopfe eine Summe von Metameren zu Grunde liegt, welche mit dem Übergang in jenen einheitlichen Complex ihre primitiven Befunde verloren, oder nur so weit bewahrten, als sie zur Organbildung Verwendung fanden.

Da wir für den Kopf die *Ausdehnung des Kiemendarmes als meistbestimmend* hielten, kann gegen den Rumpf eine bestimmte Grenze gedacht werden, zumal vom dorsalen Gebiete her, in den dem Kiemendarm zugetheilten Nerven eine entsprechende Grenzmarke geboten wird. Diese Grenze ist aber keine feste, allgemein durchgreifende, da die Rückbildung hinterer Kiemen, wie sie für die Cranioten in Vergleichung mit Acraniern vorausgesetzt werden muss, Abschnitte des Kiemen- oder Kopfdarmes wieder dem Rumpfdarm anschließt, allerdings als etwas Neues, oder doch von letzterem verschieden, in so fern jener Abschnitt Nerven empfängt, welche Hirnnerven sind. Damit schwindet aber auch der principielle Unterschied zwischen Kopf und Rumpf, und *der Kopf erscheint als eine Differenzirung des vorderen Körpertheils, welche an Untergang und Ausbildung verschiedener Organe geknüpft ist. Dieser Theil zeigt ursprünglich Metamerie wie sie bei Amphioxus erhalten bleibt, indess sie bei Cranioten nur in Resten (bei Kiemenbogen, Nerven etc.) besteht, und harmonirt in dieser Metamerie mit dem übrigen Körper.* Wie die neuere Forschung an Amphioxus immer tiefere Vertebraten-Charaktere aufdeckte, so hat sie, auf den Nachweis der »Kopfniere« gestützt, die

Vergleichung mit dem Craniotenkopf auch nach dieser Richtung durchzuführen vermocht (BOVERI). Daher muss bei der Prüfung der Phylogenese des Kopfes der Cranioten von Amphioxus ausgegangen werden, und es ist falsch, zu folgern: weil die Ontogenese bei Cranioten keinen metameren Aufbau des Körpers erkennen lässt, ist er auch nicht von einem solchen phylogenetisch entstanden. Es ist aber nicht gleichgültig, ob man dieses anerkennt oder nicht, denn im ersteren Falle gelangen auch die Zustände zur Beurtheilung, welche *als Reste des primitiven Zustandes*, der im Ganzen überwunden ist, sich erhalten haben. Durch die Vergleichung mit Amphioxus hat das Problem der phyletischen Cephalogenese in der Hauptsache seine Lösung empfangen. Es besteht bei der niedersten Vertebratenform an dem dem Kopfe entsprechenden Körperabschnitt dieselbe Metamerie, wie am übrigen Körper, und lässt damit auch die Wirbeltheorie des Cranium keineswegs als veraltete Theorie gelten, wie v. KUPFFER der Meinung ist.

Wir hatten den *Begriff der Kopfregion* des Körpers von dem Kiemendarm aus bestimmt, weil dieser gerade für die niedersten Zustände den sichersten Ausgangspunkt darbot. Wie aber an diesem Theile Wandlungen eintreten, so gehen auch von einer anderen Seite her umgestaltende Erscheinungen aus, welche den Begriff der ganzen Region nicht unangetastet lassen. Indem jene, ursprünglich hinter dem Kopfe befindlichen Metamerengebiete jener Region sich nicht nur anschließen, sondern auch mit ihren Abkömmlingen ins Kopfgebiet vordringen, entstehen an diesem weitere Veränderungen (A. FRORIEP), welche zunächst als Zuwachs bedeutsam sind. Der Kopf ist eben dadurch nicht allgemein ein streng homologes Gebilde, sondern ergiebt sich wie in seinem allmählichen Aufbau, auch später in verschiedenen Zuständen, die jedoch, wie sie secundäre sind, den primitiven in seiner fundamentalen Bedeutung nicht mindern, oder vollends, wie das versucht worden ist, sich als die Hauptsache darstellen.

Bis wie weit dem Kopfe der Cranioten der Kiemenabschnitt von Amphioxus homolog ist, ist nicht sicher anzugeben. BOVERI lässt den letzten, drei Metameren umfassenden Kiemenabschnitt dem Rumpfe zugetheilt werden, da diesem bei den Cranioten Vornierencanälchen zukommen, die bei Amphioxus Attribute der Kiemenregion sind. Diese Schlussfolgerung ist gewiss gerechtfertigt, aber es fragt sich, bezüglich der Prämisse, ob wir Amphioxus als einen *directen* Vorfahren der Cranioten erachten dürfen. Das bildet jedoch nur eine untergeordnete Frage gegenüber der Thatsache, dass die enge Verwandtschaft von Amphioxus mit den cranioten Vertebraten erwiesen ist und dass damit auch für den Kopf der letzteren ein homologer Körperabschnitt bei Amphioxus besteht.

In wie fern die Segmentirung des Kopfschildes eines der *Cephalaspiden* (Thyestes) als Zeugnis für die Gliederung des Kopfes gelten kann, bleibe hier unerörtert. Sicher liegt eine nicht bedeutungslose Thatsache in jenem Befunde vor, welchen wir nur bei dem hinsichtlich der Organisation jener fossilen Fische waltenden Dunkel noch nicht zu verwerthen im Stande sind. J. V. ROHON, Die Segmentirung am Primordialcranium der obersilurischen Thyestiden. Verh. der K. Min. Gesellsch. 2. Ser. Bd. XXXIII. St. Petersb. 1896.

§ 104.

Wenn uns die zum Theile auf die Vergleichung, zum Theile auf die Ontogenese gestützte Betrachtung der Cephalogenese vorerst vom Kopfskelet absehen ließ, so sollte damit nicht die Selbständigkeit desselben und die Unabhängigkeit von jenen Fragen Begründung finden. Zudem ist sicher, dass die Vorbereitung der Kopfbildung in einem des knorpeligen Kopfskelets entbehrenden Zustande stattfindet, wie wieder Amphioxus und ontogenetische Befunde des Craniotenkopfes bezeugen, dass also die Entstehung des Kopfskelets nur eine Folgeerscheinung ist. Die Frage, in welcher Art jenes auftrat, ist aufs engste verknüpft mit jener, nach der Zeit jenes Vorganges, ja diese muss vor jener behandelt werden, denn danach wird die Antwort verschieden lauten. Man möchte vielleicht hier einwenden, dass es sich um gar keine Frage handle, sondern um eine empirische Thatsache, die uns die Beobachtung des ontegenetischen Vollzugs der Kopfskeletbildung an die Hand giebt. Die Ontogenese zeigt uns aber auch hier nur ein sehr unvollständiges Bild, denn es bietet mit dem metameren Aufbau des Kopfes, wie der ihm entsprechende Körpertheil bei Amphioxus erscheint, keine Übereinstimmung. Dieses Bild trägt bereits die Züge des späteren Zustandes, indem es das Cranium aus einheitlicher Anlage hervorgehen lässt.

Daraus entsteht nun jene Frage für das phylogenetische erste Auftreten knorpeliger *Skeletbildung*, ob sie noch zur Zeit des primitiveren Zustandes erfolgte, oder ob sie erst mit oder nach erfolgter Concrescenz der metameren Theile in der Dorsalregion zu Stande kam. Das Fehlen unmittelbarer Nachweise kann aber nicht durch Vermuthungen, wenn man sie auch Hypothesen nennen wollte, ersetzt werden, wir haben vielmehr auch hier die Thatsachen zu Rathe zu ziehen. Solche werden uns einmal in der Ontogenese der Wirbelsäule, dann auch im Kopfskelet der Cyclostomen dargeboten. Wir wenden uns zunächst zur ersteren, indess wir das bei den Cyclostomen bestehende Verhalten folgen lassen. Der Umstand, dass, wie der erste Zustand des Craniums der Cranioten in so fern ein einheitlicher ist, als die Parachordalknorpel jederseits völlig continuirliche Gebilde vorstellen, kann dazu leiten, jene erste Knorpelbildung als auch phylogenetisch erst mit der Entstehung des Kopfes erfolgt anzusehen. Das entspricht wohl auch der üblichen Vorstellung, welche ausschließlich auf die Ontogenese gestützt, Alles was sich da findet auch phylogenetisch zu verwerthen sucht. Wir haben uns hiergegen kritisch zu verhalten, und einen größeren Umfang von Instanzen in Betracht zu ziehen. Vor Allem wird anzuerkennen sein, dass der Unterschied des membranösen und des knorpeligen Skeletzustandes functionell so bedeutend ist, dass dem ersteren das Maß von Leistungen noch nicht zukommen kann, welches der letztere entschieden besitzt. Wenn nun die Kopfbildung mit solchen Vorgängen verbunden ist, welche höhere Leistungen des Stützapparates veranlassen, so wird mit der Kopfbildung auch eine Änderung des geweblichen Zustandes des Stützapparates nöthig geworden sein. Wir sehen diese Änderung im Auftreten des Knorpelgewebes.

Wie ist aber am Cranium selbst der erste knorpelige Zustand gewesen? Die Ontogenese verweist uns auf die einheitlichen Parachordalien, von denen auch die Umfassung des das Gehirn bergenden Raumes, die Bildung der Schädelwand ausgeht. Wenn wir wissen, *dass die erste Knorpelbildung an der Wirbelsäule an ganz bestimmte perichordale Localitäten geknüpft ist* (vergl. S. 224), so kann es nicht gewagt erscheinen, sie auch für das Cranium an denselben Örtlichkeiten zu suchen, zumal der Kopf der ältere Körperabschnitt ist. Wir mussten aber, von Amphioxus ausgehend, eine ursprüngliche Gleichartigkeit der dorsalen Kopfregion mit dem Rumpf annehmen, also auch dieselben Myomeren, wie sie da bestehen. Auf diese Vergleichung gründen wir die Annahme der primitiven Gleichartigkeit der dorsalen Organisation der Vertebraten. Bei diesen Hinweisen auf das ursprüngliche Bestehen mit dem übrigen Achsenskelet gleichartiger Bedingungen wäre die aprioristische Abweisung der Consequenzen jenes Verhaltens ein unlogisches Verfahren. Man kann nicht einwenden, dass auch bei Amphioxus jene Bedingungen geboten seien, und doch keine auf ein Cranium beziehbare Knorpelbildung bestehe, denn hier kommt es überhaupt nicht zu jener perichordalen Differenzirung, welche uns bei den Cranioten entgegentritt. Die aufgeworfene Frage ist also dort gar nicht gegeben. Sie ist erst bei den Cranioten berechtigt, deren Parachordalia sie betrifft. Wir sehen diese als continuirliche Bildungen auftreten, ohne behaupten zu dürfen, dass dieses ihr phylogenetisch erster Zustand wäre, denn wir haben Gründe kennen gelernt für die Wahrscheinlichkeit einer vorhergegangenen metameren Beschaffenheit. Dass diese nicht mehr ontogenetisch bewahrt blieb, kann nicht Wunder nehmen, wenn die weite Entfernung der Cranioten von jenem Stadium des Beginnes einer Kopfbildung in Erwägung gebracht wird. Beispiele von Concrescenz ursprünglich getrennter knorpeliger Skelettheile und von der ferneren einheitlichen Anlage derselben giebt es nicht wenige. Hier sei nur der Genese der Wirbel selbst gedacht, die uns in niederen Zuständen mit vier, als obere und untere Bogen beginnenden Zuständen entgegentreten, während sie in höheren als gleich mit dem Beginne einheitliche Knorpelmassen erscheinen (s. Wirbelsäule). Was die Herstellung der Continuität der Parachordalia hervorrief, liegt nicht fern; es ist die beträchtliche Verkürzung dieses Abschnittes des Achsenskelets, wie sie aus der Vergleichung mit Amphioxus deutlich wird, und mit allmählicher Reduction hinterer Kiemen einherging. Dadurch musste die physiologische und morphologische Selbständigkeit discreter Knorpelgebilde allmählich einer Concrescenz weichen, in dem Maße, als die Leistung eine einheitliche ward.

Die Parachordalia liegen in der unmittelbaren Fortsetzung der Wirbelsäule, entsprechen aber nur den oberen Bogen derselben, resp. deren ersten Anlagen an der Chorda. Wenn sie von diesen durch mehr seitliche Lage abweichen, so begreift sich das aus dem größeren Volum des Contentum, welches sie umschließen, dem Gehirn. Ob man aus der lateralen Lage auf eine Aufnahme unterer Bogenelemente schließen darf, ist unsicher, vielmehr möchte, wenn auch nur für die Gnathostomen, die Entstehung des knorpeligen Kiemenbogenapparates von einem ähnlich wie für die anderen Bogengebilde perichordalen Knorpel ausgehen. Das ist

aber nicht in demselben Grade von Wahrscheinlichkeit zu begründen, wie es für die Beziehungen der Parachordalknorpel zu oberen Bogenstücken darzuthun war, allein in der Metamerie der Kiemenbogen besteht wiederum eine andere Seite des primitiven Zustandes fort, die in den Parachordalia verschwunden ist. Somit wäre hier das dorsale und ventrale Verhalten primitiver Zustände des Kopfskelets zu einander im Gegensatze; der eine hat verloren was der andere bewahrt hat. An der Wirbelsäule aber besteht eine Vereinigung dieser Zustände, indem sowohl die Metamerie als auch der Anschluss der Bogen an die Chorda sich forterhalten haben.

Was die Kiemenbogen betrifft, so bleibt an ihnen die Metamerie bewahrt, so lange sie existiren, und damit können sie auch für das Cranium die Frage nach metamerem Aufbau nicht ersparen. Aber gehören diese Theile auch zum Cranium? Sind sie nicht bei Cyclostomen weit hinter den Kopf sich erstreckende Bildungen, die mit dem Cranium gar keinen Zusammenhang haben? Das wird nicht in Abrede gestellt, aber es muss darauf hingewiesen werden, dass bei Cyclostomen der ganze Kiemenkorb in den Rumpftheil des Körpers geschoben ist (S. 65), dass Rumpfmuskulatur die Kiemen mit ihrer Muskulatur überlagert, so dass die Cyclostomen für die Zugehörigkeit der Kiemenbogen zum Cranium kein Zeugnis mehr geben können. Aber an den Nerven der Kiemen ist jene Zugehörigkeit noch nachweisbar, wie sie es allgemein auch bei den anderen ist, und dagegen fällt der Umstand, dass für die Kiemenbogen keine Entstehung aus dem Cranium nachgewiesen ist, nicht ausschlaggebend ins Gewicht.

Es ist eine einem primitiven Erkenntniszustand entsprechende Vorstellung, dass die Dinge da, wo sie sich finden, auch entstanden seien. Wie die Lehre von den Autochthonen einer besseren Erkenntnis von den Wanderungen des Menschengeschlechts allmählich weichen musste, so hat auch im Organismus die Annahme — um etwas Anderes handelt es sich auch hier nicht —, dass Alles da, wo es sich finde, auch in allen Zuständen daselbst gewesen sei, einer freieren Auffassung Platz gemacht. Mit vielem seinen Ort Conservirendem findet sich nicht minder Vieles, welches von seiner ersten Bildungsstätte sich gelöst hat, und auch das Skelet bietet zahlreiche Beispiele der Wanderung einzelner Theile. Das discrete Auftreten der Kiemenbogen ist ebenso wenig ein Zeugnis für einen ursprünglichen Zustand, als ein solcher in irgend einem Abgliederungsproducte anderer Skeletgebiete gesehen werden kann.

Die Frage von dem zeitlichen Auftreten des knorpeligen Kopfskelets musste ausführliche Erörterung finden, weil dabei die mannigfaltigen Punkte hervortreten, welche die Zusammensetzung der Frage und die verschiedene Beleuchtung der Bestandtheile derselben ergeben. Daraus ging zugleich der äußerst verschiedene Werth der ontogenetischen Thatsachen hervor, und wie diese durch kritische Prüfung, die auch die nothwendigen Voraussetzungen umfasst, in einer anderen Bedeutung erscheinen, als bei der einfachen Annahme eines in ihnen liegenden vollen phylogenetischen Zeugnisses.

Am Kopfskelet wird man also, wenigstens für die Gnathostomen, einige Wahrscheinlichkeit für einen metameren Aufbau erkennen, wenn man diese

Entstehungsweise auch keineswegs als sicher behaupten darf. Mehr sollte durch meine Darlegung nicht bezweckt werden. Denn die Möglichkeit, dass die Parachordalia in bereits verschmolzenen Abschnitten auftreten, ist nicht von der Hand zu weisen, wenn auch für einen *successiven* Anschluss von Knorpeltheilen der Umstand noch anzuführen ist, dass die knorpelige Schädelkapsel der Cyclostomen *vor* dem N. vagus abschließt, also nicht mehr die Austrittsstelle dieses Nerven in sich begreift. Daraus kann gefolgert werden, *dass ein sehr successiver Vorgang bestand*, der bei den Cyclostomen auf einer bestimmten Etappe stehen blieb, aber man wird für alles Nähere die gegen die Gnathostomen bestehende Kluft doch nicht außer Rechnung lassen dürfen. Für eine fernere Aufnahme von Wirbeln, welche jenseits des primitiven, durch die Kiemen und ihre Nerven abgrenzbaren Kopfgebietes lagen, habe ich für die Fische manche Thatsachen angeführt, nachdem der Anschluss von Metameren an den Kopf für höhere Abtheilungen erwiesen worden war (FRORIEP). Es ist aber unbekannt, ob den letztgenannten Zuständen eine etwa knorpelige Wirbelbildung vorausging, vorerst kann sie nur angenommen werden.

Wir haben sonach in der Zusammensetzung des Craniums drei theoretisch differente Bestandtheile. 1) Der hauptsächlichste Abschnitt geht aus Metameren hervor, *die der Kiemenregion zu Grunde liegen*. Die Hypothese ist oben begründet worden. Dass in diesem Umfange des Craniums nicht bloß ein primitiver, nur ontogenetisch bedeutsamer Zustand besteht, sondern zugleich ein solcher, der sich forterhält, lehren die Amphibien. 2) Aus diesem Abschnitte entsteht vorn ein neuer, den ich prächordalen genannt habe, da die Chorda sich nicht in ihn fortsetzt. Anpassungen an Gehirn und Sinnesorgane sind die Causalmomente. 3) Ein letzter Abschnitt entsteht durch neue Aufnahme von Metameren, einem *secundären Processe*, welcher, wenn wir ihn auch schon bei Selachiern ausgeführt uns vorstellen müssen, doch bei deren Vorfahren, also im niedersten Zustande der Gnathostomen, noch nicht bestanden haben kann, weil eben auch die Amphibien ihn noch nicht besitzen. Aus dieser Zuthat kann aber, nach Ausweis der Nerven (Hypoglossus), nur ein geringer Theil des Craniums entstanden sein. Wie auch aus diesen Beziehungen hervorgeht, ist das Kopfskelet kein dem Achsenskelet ursprünglich fremder Theil. *Es stellt eine mannigfachen Anpassungen folgende Differenzirung des Achsenskelets vor, welcher die gleiche Metamerie zu Grunde liegt, wie sie am übrigen Körper besteht; und wenn sie nur an einem Abschnitte des Skelets sich forterhält, dem Kiemenskelet, an einem anderen, dem Cranium, nicht mehr zum Ausdruck gelangt, so ist dieses ebenso untergeordnet, wie die ursprüngliche Zahl der zum Kopfe verbrauchten Metameren, die ich nicht für sicher bestimmbar halte.* Wenn auch jünger als der Kopf selbst, liegt doch im Kopfskelet eine weit zurückreichende Einrichtung vor, deren erste Zustände der directen Erforschung unzugänglich sind, weil deren Träger nicht mehr existiren.

Die morphologische Beziehung des Schädels zur Wirbelsäule ist mehrfach schon lange erkannt und bereits in der alten Zeit finden sich darüber Andeutungen. Sie blieben unbeachtet, wie sie denn nur unbestimmter Natur waren. Findet sich doch noch bei J. P. FRANK (1792) die Vorstellung, dass das gesammte Schädelgerüst nur

ein einziger Wirbel sei, eine Idee, die später auch in DUMERIL (1808) einen Vertreter fand. Von GOETHE wird die Auffassung des Schädels als eines *Wirbelcomplexes* zum ersten Male präcis geäußert. Es galten die Basalstücke von Hinterhauptsbein und Keilbeinen als die drei hintersten Wirbel, denen andere nach vorn zu in anderen Knochen angenommen wurden (Zur Morphologie. II.). Wenn auch diese Entdeckung erst viel später kund gegeben wurde, so wird ihr Werth durch die frühere Veröffentlichung ähnlicher Anschauungen durch OKEN (Über die Bedeutung der Schädelknochen. Jena 1807) keineswegs geschmälert. Wie sehr übrigens, nach GOETHE's Worten, »diese Lehre tumultuarisch und unvollständig ins Publicum sprang«, davon giebt jene Schrift genugsamen Ausdruck. Dieser Periode folgten zahlreiche Untersuchungen, die eine festere Begründung der bisher mehr angedeuteten »Theorie« anstrebten. So von SPIX (Cephalogenesis. 1815), C. G. CARUS, der eine Ausdehnung der Theorie auf die gegliederten wirbellosen Thiere versuchte (Von den Ur-Theilen des Knochen- und Schalengerüstes. Leipzig 1828). Ferner von BOJANUS (Isis. 1819, 21, 22), ULRICH, MECKEL, in Frankreich von BLAINVILLE und DUGÈS. Durch OWEN hat sie in neuerer Zeit eine weitere Durchbildung erfahren (On the Archetype of the vertebrate skeleton. 1848). Im Ganzen war es nur eine geringe Zahl der als Wirbel gedeuteten Abschnitte (3, 4, 5) und den Ausgang der Beurtheilung bildete immer nur das knöcherne Skelet.

Eine kritische Sichtung der Fundamente dieser Lehre gab HUXLEY (Elem. of Comp. Anat. London 1864. Lecture XIV), dessen Werk für die Erkenntnis des Schädelbaues der Wirbelthiere als bahnbrechend hervorgehoben werden muss. Dass im Schädel die als »Wirbel« gedeuteten Abschnitte von Knochen nicht Wirbel vorstellen könnten, legte HUXLEY vor Allem aus dem Bestehen eines knorpeligen Craniums dar, an welchem doch die Gliederung, wenn sie am knöchernen Cranium erscheine, nicht minder vorhanden sein müsste. Damit fielen die alten Vorstellungen. Dass aber mit dieser Zurückweisung der früheren »Wirbeltheorie des Schädels« im Bau desselben segmentale Gebilde, d. h. eine Metamerie erkannt werden könnte, wenn man nicht bloß das Cranium, sondern alle Theile des Kopfes in Betracht zöge, ward von HUXLEY gleichfalls erörtert.

Ich versuchte darauf durch die Vergleichung der metameren Bildungen, Kiemenbogen und Nerven, die Begründung einer neuen Theorie, indem ich von jenen ausgehend das Cranium aus der Concrescenz mindestens ebenso vieler wirbelähnlicher Abschnitte entstanden annahm, als Kiemenbogen im Maximum sich erhalten, und mit dem Hinweise auf Amphioxus die ursprüngliche Anzahl als nicht bestimmbar offen ließ. Über die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältnis zur Wirbeltheorie des Schädels (Jen. Zeitschr. Bd. VI) und Das Kopfskelet der Selachier (Untersuch. z. vergl. Anat. d. Wirbelthiere. III. und Grundr. d. vergl. Anat. 2. Aufl. 1872). Dieser Auffassung ward die ungegliederte Anlage des Craniums entgegengehalten, die ich gar nicht als einen ursprünglichen Zustand betrachtet hatte, dieser war vielmehr nur erschließbar, wie er es heute noch ist.

Es folgt dann eine Reihe von Untersuchungen, welche den Wirbelthierkopf oder Theile desselben zum Gegenstande haben und hierüber von sehr verschiedenen Standpunkten aus ihre Darstellungen geben. Wir lassen einen Theil dieser Literatur, besonders jenen, auf den wir uns später noch zu beziehen haben, hier folgen.

A. DOHRN, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. III. VI. IX. X. MILNES MARSHALL, The Morphology of the vertebrate olfactory organ. Quarterly Journal of microscopical science. Vol. XIX. New Series. London 1879. Derselbe, The head cavities and associated Nerves of Elasmobranchs. Ibidem. Vol. XXI. Derselbe, The segmental value of the cranial nerves. Journal of anatomy and physiology. Vol. XVI. J. VAN WIJHE, Über

die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. Natuurk. Verhandelingen Koninkl. Akademie Amsterdam. Deel XXII. 1882. J. BEARD, The System of branchial sense organs and their associated ganglia in Ichthyopsidae. Quarterly Journal of microscop. science. 1885. FR. AHLBORN, Über den Ursprung und Austritt der Hirnnerven von Petromyzon. und Über die Segmentation des Wirbelthierkörpers. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XL. S. auch C. RABL in d. Verhandl. d. Anat. Gesellschaft. 1892. A. FRORIEP, Zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. Arch. f. Anat. 1883. Derselbe, Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus. über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmuskulatur. Ebenda. 1885. B. HATSCHEK, Studien über Entwickelung des Amphioxus. Arbeiten aus dem zoolog. Institut zu Wien. Bd. IV. Heft 1. Ferner desselben Artikel in den Verhandl. d. Anat. Gesellschaft. 1892. TH. BOVERI, Die Nierencanälchen von Amphioxus. Ein Beitrag z. Phylogenie des Urogenitalsystems. Zool. Jahrbücher. Bd. V. C. v. KUPFFER, Studien z. vergl. Entwickelungsgesch. des Kopfes der Cranioten. 1.—3. Heft. München 1893—95.

Das Kopfskelet der Cranioten.

§ 105.

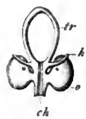
Wie wir am Kopfe zwei durch ihren Inhalt und ihren functionellen Werth sehr verschiedene Gebiete trafen und in jedem derselben besondere Skeletbildungen, so zeigt auch die fernere Gestaltung der letzteren sich in einer jenen Bedingungen entsprechenden Verschiedenheit. Der dorsale Abschnitt bildet das *Cranium*, der ventrale umschließt die Kiemenhöhle und stellt das *Kiemen-* oder *Visceralskelet* vor. Beide Theile können in der Umgebung des Mundes besondere Differenzirungen hervorgehen lassen, oder mit solchen in mittelbarem oder unmittelbarem Zusammenhange stehen. Wenn wir auch zunächst von dem Cranium handeln, so ist doch schon mit diesem ein Abschnitt des Visceralskelets in Betracht zu ziehen, welcher bei Cyclostomen und Gnathostomen sogar enge Verbindungen mit ihm eingeht. Wir trennen also das Visceralskelet in diese beiden Abschnitte, von denen das eigentliche Kiemenskelet gesondert zur Darstellung kommen soll.

1. Kopfskelet der Cyclostomen.

Im Kopfskelet der Cyclostomen zeigt sich die Divergenz der beiden Abtheilungen aufs vollkommenste und giebt zu verstehen, wie jede derselben schon frühzeitig ihren eigenen Weg einschlug. Daher sind auch die Theile des Kopfskelets der Petromyzonten mit jenen der Myxinoiden nur schwer vergleichbar, und wenn ich in der Vergleichung Vorgängern gefolgt bin, so muss ich doch erklären, dass ich keineswegs vollkommene Sicherheit beanspruchen möchte. Wir treffen den niedersten Zustand darin ausgeprägt, dass das Cranium noch nicht jene Ausdehnung besitzt, der wir später begegnen, und dass Theile des Visceralskelets mit ihm unmittelbar in Zusammenhang stehen. Das knorpelige Cranium nimmt seine Entstehung von zwei zur Seite der Chorda auftretenden Knorpelleisten

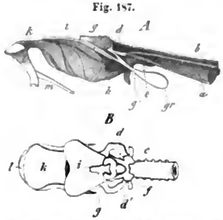
(Parachordalia), welche, das Vorderende der Chorda freilassend, sich weiter nach vorn im Bogen unter einander verbinden (Schädelbalken, Fig. 186 *tr*). Am hinteren Ende schließt sich lateral das knorpelig umwandelte Gehörorgan an (*o*). Von den basalen Knorpeln aus geht die fernere Knorpelentwickelung im *häutigen Cranium* vor sich. Das daraus entstandene *Knorpelcranium* stellt dann, von dem Vorderende der Chorda durchsetzt (Fig. 187 *A, a*), nur einen unansehnlichen Abschnitt vor, an dessen hinterem Ende lateral das ebenfalls knorpelig umwandete Gehörorgan liegt (Fig. 187 *B, f*). Diese knorpelige Schädelkapsel lässt außer dem Sehnerv nur die von mir als Trigeminusgruppe zusammengefassten Hirnnerven austreten, *indess die Vagusgruppe hinter der Kapsel abgeht*, auch ist sie dorsal nicht vollständig geschlossen (*A, B, d'*). In diesem Befunde ergiebt sich ein Anfangszustand des Craniums; das dem letzteren angeschlossene Rückgrat stellt noch einen indifferent gebliebenen Abschnitt vor, welchen wir bei den Gnathostomen ins Cranium aufgenommen finden werden. Die basale Ausdehnung des Craniums auf das Rückgrat zeigt bei Petromyzon einen kleinen Fortschritt in jener Richtung an, während bei Myxine in der medianen Trennung beider Hälften des Craniums ein niederer Befund sich darstellt. Dass bei Petromyzon das Cranium auch mit dem Basalknorpel des Kiemenskelets in Zusammenhang sich findet, ist ein secundärer Befund. Nach vorn setzt sich der Basaltheil des Craniums bei Petromyzon, nachdem ihn der Nasengaumengang durchbohrt hat, in eine breite Platte fort, welche lateral andere Verbindungen darbietet und in ein noch breiteres, vorn ausgeschnittenes Plattenstück übergeht. Dem ersterwähnten liegt die Nasenkapsel (Fig. 187 *A, g*) auf. Es ward als Vomer bezeichnet und das vordere als Ethmoid oder hintere Deckplatte (J. MÜLLER) (*B, i*), wobei jedoch mit den gleichnamigen Theilen des Gnathostomencraniums keine Homologie besteht. Bei den Myxinoiden sind diese beiden Abschnitte (Fig. 189 *C, H*) von einander getrennt, und der erstere (die Gaumenplatte JOH. MÜLLER's) ist außer Zusammenhang mit dem Basaltheile des Craniums durch den Nasengaumengang. Die röhrenartig verlängerte Nasenkapsel (Fig. 189 *N*) lagert auch hier auf dem sogenannten Vomer und erstreckt sich auf das nur schmale »Ethmoid«. Bei aller Verschiedenheit in der Einzelgestaltung, die am meisten vom Geruchsorgan beherrscht wird, lassen beide Cyclostomenabtheilungen darin manche übereinstimmende Einrichtungen am Cranium erkennen.

Fig. 186.



Anlage des Knorpelcraniums von Ammocoetes. *h* Hyoid. (Nach A. SCHNEIDER.)

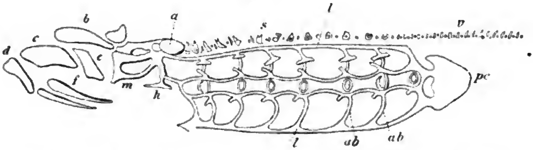
Fig. 187.



Schädel und Anfang der Wirbelsäule von Petromyzon marinus. *A* im Medianschnitt. *B* Ansicht von oben. *a* Chorda. *b* Rückgratcanal. *c* Rudimente von Wirbelbogen. *d* knorpeliges Schädelgewölbe. *d'* membranöser Theil des Schädelgewölbes. *e* Basis cranii. *f* Gehörkapsel. *g* Nasenkapsel. *g'* Nasengaumengang. *gr* blindes Ende desselben. *h* Fortsatz des knöchernen Gaumens. *i* hintere Deckplatte des Mundes. *k* vordere Deckplatte. *l* Lippenring. *m* Anhang desselben. (Nach J. MÜLLER.)

Der niedere Zustand des Craniums zeigt sich auch am Visceralskelet, welches in der divergentesten Weise erscheint. Vom Cranium, vor und an der die Gehör-

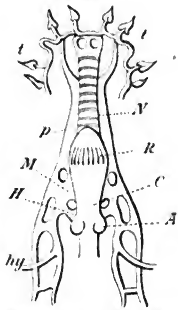
Fig. 188.



Knorpelskelet der vorderen Körperpartie von Petromyzon fluviatilis, ohne die Chorda. (Nach A. Schneider.)

kapsel tragenden Stelle, gehen zwei Fortsätze aus (Fig. 189 *H*, *M*), die sich fernerhin in beiden Abtheilungen sehr verschieden verhalten, der vordere soll den bei den Gnathostomen zum *Kieferbogen* sich gestaltenden Theil repräsentiren, der hintere wird als *Zungenbeinbogen* aufgefasst. Das Kieferbogenstück (denn es ist noch kein wahrer Bogen) bildet bei Petromyzon eine flache Spange *m*, deren vorderer Theil mit dem »Vomer« zusammenfließt (Fig. 188). Auf der dadurch zu Stande gekommenen Verbreiterung des Kopfskelets ruht das Auge (daher Subocularbogen, auch als Quadratum ward er bezeichnet). Bei Myxinoiden geht derselbe Fortsatz des Craniums nach vorn verbreitert in zwei, eine Öffnung umgreifende Theile aus, dem lateralen liegt das Auge auf, und beide schließen sich gemeinsam zu einer langen Platte an, welche dem Gaumen zu Grunde liegt und verschiedene Benennungen erhielt (Palatinum, Pterygopalatinum). Nach hinten schließt sich an den Anfangstheil dieses Kieferbogens (Palatoquadratum) der Hyoidbogen mit seinen Differenzirungen an. Der vorderste Abschnitt dagegen tritt unterhalb des »Ethmoid« mit dem anderseitigen in eine quere Verbindung, und diese entsendet jederseits einen schlanken, spitz endenden Fortsatz zum Tentakelkranze des Mundes.

Fig. 189.

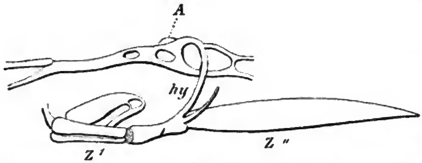


Kopfskelet von Myxine glutinosa. *t* Tentakelkranz. *N* Nasenrohr. *R* Riechkapsel. *C* Gehirnkapsel. *A* Ohrkapsel. *hy* Hyoidapparat, bei *H* ans Cranium stoßend. *M* sog. Maxillare. *p* sog. Palatoquadratum. (Nach P. Fürbringer, Cranium und Nasenkapsel nach Anderen.)

Der sogenannte *Zungenbeinbogen* erscheint bei Petromyzon (Fig. 188 *h*) ohne bedeutende Complicationen, bietet aber eine Gliederung dar, indem der vom Cranium lateral und abwärts ausgehende Fortsatz ein sagittal gerichtetes Plättchen trägt. Es ward als »Hyoidstück« aufgefasst, wie das es tragende Stück als »Hyomandibulare«. Zwischen den beiderseitigen Stücken befindet sich der Stützapparat der »Zunge«. Ein dreieckiger Knorpel repräsentirt die vom Hyoidstücke nach

vorn zu abgerückte Copula, hinter welcher der mächtige, Muskeln zur Insertion dienende Stützknorpel der Zunge liegt. Zwei vordere ovale Platten ergänzen das Zungengerüst. Bei den Myxinoiden (Fig. 190) geht der »Zungenbeinbogen«, nachdem er vom Cranium entsprang, alsbald eine Verbreiterung ein, von welcher zwei kurze Fortsätze mit dem hinteren Rande des »Kieferbogens« sich verbinden und damit eine ovale Öffnung begrenzen. Nach hinten gehen wieder zwei, aber bedeutend längere Fortsätze aus, welche vor ihrem spitzen Ende durch eine Querspange zusammenhängen, mit welcher sie wieder eine Öffnung abgrenzen (Fig. 189). Der obere dieser Fortsätze geht in ein bogenförmiges Stück (Fig. 190 *hy*) aus, welches nach vorn herabsteigt, um median mit einem Stücke des Stützapparates der Zungenmuskulatur zu verschmelzen. Der gesammte Stützapparat der Zunge entspricht durch seine Mächtigkeit dem bedeutenden Umfange des Organs, dem er dient. Vorn wird er durch vier neben einander befindliche Lamellen gebildet, welche gegen einander beweglich sind und sich ebenso zu zwei dahinter befindlichen Stücken verhalten, an welche die Spange des Zungenbeinbogens herantritt. Hinten schließt der Apparat mit einem dorsal rinnenförmig gestalteten, spitz endenden Abschnitte (Z''). Dem vorderen Abschnitte des Zungengerüstes schließen sich noch besondere, in Schleimhautvorsprünge der Zunge gebettete Stützgebilde aus Knorpel an, und am vorderen Ende des Gerüstes besteht eine Verbindung mit dem Tentakelkranze des Mundes.

Fig. 190.



Kopfskelet von Myxine, von der linken Seite mit dem Zungenbeinapparate. *hy* »Hyoidbogen«. Z^1, Z'' vorderer und hinterer Theil der Zungenstützen. *A* Gehörorgan. (Nach Paul Fürbringer.)

Ein besonderes, sehr complicirtes Stützwerk befindet sich bei Myxinoiden in dem die innere Mündung des Nasengaumenganges abschließenden Schlundsegel; und Petromyzon besitzt ebenfalls Skeletgebilde in dem hier bestehenden Abschlusse des Bronchus gegen den Pharynx, beiderlei Bildungen differenter Natur.

Präcraniale Skeletgebilde verhalten sich wieder in beiden Abtheilungen verschieden. Bei den Myxinoiden wird ein jederseits aus drei Tentakeln gebildeter Kranz von dem spitzen Vorsprunge der Gaumenleiste getragen und birgt in den Tentakeln knorpelige Stützen, welche theils ligamentös, theils knorpelig (Bdellostoma) unter einander verbunden sind. Ein vierter Tentakelknorpel entbehrt dieses Zusammenhanges (Myxine). Ganz anders verhält sich der präcraniale Apparat bei Petromyzon. Ein vorderer Knorpel ist ringförmig (Fig. 188 *d*) und hat lateral zwei kleine zugespitzte Stückchen angelagert (Fig. 187 *m*). Dem Ringknorpel folgt ein breites halbringförmiges Stück (Fig. 188 *c*) (vordere Deckplatte, J. Müller), welchem ein paariger rhomboidaler Knorpel (*e*) sich anschließt, wie der Hinterrand

des vorhergehenden von der Ethmoidplatte (d) überdacht. Bandmasse verbindet diese Theile und gestattet eine gewisse Beweglichkeit.

Aus der beträchtlichen Verschiedenheit der hier dargestellten Einrichtungen des Kopfskelets ergiebt sich die weite Entfernung von einem beiden Abtheilungen der Cyclostomen gemeinsamen Zustande. Viele Theile sind gar nicht auf einander zu beziehen, und dieses um so weniger, je mehr sie der Peripherie zukommen. Die Wirkung der aus der Verschiedenheit der Lebensbedingungen entspringenden Anpassung macht sich hier überall sichtbar und hat die Gestaltungen der Theile einander entfremdet. Manches ist wohl auch eigener Erwerb der betreffenden Abtheilung. In der Vielgestaltigkeit birgt sich aber doch auch Gemeinsames, und dieses ist hier von besonderer Wichtigkeit, weil in ihm Anfangszustände für die Cranioten nicht zu verkennen sind.

Dem Aufbau des Craniums müssen wir das Gehirn zu Grunde legen, um welches er erfolgt ist. Dieses ergiebt sich in bedeutend verkürzter Form, weniger bei Petromyzon, mehr bei Myxine. Mit dieser Verkürzung sind Theile noch mit ins Cavum cranii gebettet, welche ihre Nerven nicht durch das Cranium hindurchtreten lassen. Das bezeugt die Vagusgruppe. *Mit diesem Umstande harmonirt aufs vollständigste, dass nur zwei Visceralbogen, oder doch auf solche beziehbare Theile, mit dem Cranium zusammenhängen*, deren Gebiet von Nerven versorgt wird, welche das Cranium durchsetzen (Trigeminusgruppe). Von den Visceralbogen ist der vorderste (Kieferbogen) nur das Anfangsstück eines solchen, und man muss sich hüten, dies Verhältnis zu eng an die Gnathostomen heranzubringen. Er nimmt keinen ventral gerichteten Bogenverlauf, sondern bleibt mit seiner Entfaltung in dorsaler Lage zum Kopfdarm. Auch die Selbständigkeit kommt nicht zur Ausbildung, wie die Verbindung mit Fortsätzen des zweiten Bogens beweist (Myxinoiden), wenn er auch auf einer ansehnlichen Strecke eine isolirte Spange darstellt. Wie die basalen Fortsatzbildungen aus einer Ausbreitung des Stützgewebes in benachbarte Gebiete hervorgegangen sein müssen, Anpassungen folgend, lehrt die Vergleichung mit Petromyzon, welcher darin das Primitivere bewahrt. Dagegen muss bezweifelt werden, ob die bei letzterem gegebene Abgliederung eines Endstückes einen für höhere Abtheilungen wichtigen Befund bildet, wie wir bei den Gnathostomen zu erörtern haben.

Stellen die im Cranium und in den beiden Visceralbogen bestehenden Grundzüge den Anfang eines Kopfskelets vor, wie wir es aus der Zusammengehörigkeit der gesammten Kiemenregion durch die Vergleichung mit Amphioxus postulirten? Die Ontogenese hat nichts nachgewiesen, was auf eine frühere Ausdehnung des Craniums oder auf ein wesentlich anderes Verhalten der Visceralbogen deutete, daher darf wohl die Unvollständigkeit der Einrichtung nicht als partielle Rückbildung gedeutet werden. Sie stellt sich vielmehr als der Ausdruck *successiver Entstehung des knorpeligen Craniums* dar und zeigt dieses Verhalten auch an den Visceralbogen, nicht bloß in der Zahl (Myxine), sondern vielmehr in der Ausdehnung derselben (Petromyzon). Nur das sehr kurze, vom Cranium ausgehende Anfangsstück jener Bogen erhält sich allgemein unterscheidbar, von da an geht der Kieferbogen

in neue Bildungen über und auch vom Zungenbeinbogen von Myxine gehen solche aus. Sie bekunden den noch indifferenten Zustand jener Bogen, von denen nur der zweite, weniger bei Petromyzon als bei Myxine, zu einer der später bei den Gnathostomen im Allgemeinen ähnlichen Bedeutung gelangte.

Das gesammte Kopfskelet der Cyclostomen erweist sich somit als ein *Anfangszustand höherer Bildungen*, welcher durch mannigfaltige, von der Lebensweise der Thiere geleitete Anpassungen, wie sie im Riechorgan, im Eingange zur Kopfdarmhöhle und in dieser selbst in der sogenannten »Zunge« auftreten, in eine eigene Richtung gedrängt ward. Jene in beiden Abtheilungen keineswegs gleichartige Lebensweise scheint schon zu einer Periode wirksam geworden zu sein, da die Kopfskeletbildung erst im Beginne stand, den wir uns nach Abzug des späteren Erwerbes vorstellen können. Letzterer ist dann die Folge der neuen Richtung, welche die weitere Ausbildung nahm, und wodurch zugleich vieles in höheren Zuständen sich Gestaltende unterdrückt blieb. Man könnte mit Hinblick auf das nur theilweise entfaltete Kopfskelet die Cyclostomen daher *Hemicranier* nennen.

Aus dem Verhalten der beiden Visceralbogen zum Cranium geht hervor, dass sie keine selbständige, d. h. *freie* Entstehung besitzen, wenn man sie auch nicht als bloße »Auswüchse« des Craniums beurtheilen darf. Dagegen spricht die auch bei ihnen erkennbare metamere Anordnung und ihre Beziehung zu metameren Kopfnerven. Wenn wir sie Visceralbogen nennen, so ist nicht außer Acht zu lassen, dass sie nur die *Anfänge* solcher sind, von denen der erste sogar in eigener Art, abweichend von der ihm bei den Gnathostomen zukommenden Richtung, sich entfaltet. Sie waren hier auch niemals »Kiemenbogen«, in so fern sie sich nicht zwischen die Kiementaschen begeben, wie ja aus der Verschiebung des gesammten Kiemenapparates aus dem Bereiche des Kopfes nach hinten zu und die erst später erfolgende Skeletbildung zur Genüge verständlich wird. Auch gelangt ja eine vorderste Kiementasche wohl zur Anlage, aber sie verfällt dem Schwunde.

Von den das Kopfskelet der Cyclostomen behandelnden Schriften, die z. Th. schon oben angegeben sind, ist J. MÜLLER, Myxinoiden. I. hervorzuheben. Andere Literatur siehe bei P. FÜRBRINGER, Z. vergl. Anat. der Muskulatur des Kopfskelets der Cyclostomen. Jen. Zeitschr. Bd. IX., in welcher Arbeit das Skelet eine erneute Prüfung fand. HUXLEY, The nature of the craniofacial apparatus of Petromyzon. Journal of Anat. and Physiology. 1876. A. SCHNEIDER, op. cit. LANGERHANS, op. cit. v. KUPFFER, l. c.

2. Das knorpelige Kopfskelet der Selachier und Holocephalen.

§ 106.

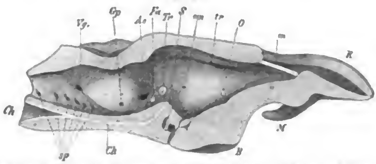
Mit den Gnathostomen beginnen neue Einrichtungen, welche zwar *nicht direct an den bei Cyclostomen gegebenen Bestand anknüpfen*, aber das diesem zu Grunde Liegende doch nicht verleugnen. Ein um das Vorderende der Chorda dorsalis aus einer ähnlichen Anlage wie bei Cyclostomen sich aufbauendes *Knorpelcranium* erhält eine viel bedeutendere Ausbildung seines Volums und entfaltet sich nicht nur weiter nach vorn, sondern hat sich auch nach hinten hin ausgedehnt, so dass auch die Nerven der Vagusgruppe ihren Weg durch es nehmen. Darin liegt ein nicht unbedeutender, gegen die Cyclostomen gewonnener Fortschritt, wie sich ein

solcher auch im *Visceralskelet* ausdrückt. Die im Bereiche der Kopfregion entstehenden Kiemen erhalten knorpelige Spangen als Stützen, je eine solche zwischen zwei Taschen, die knorpeligen *Kiemenbogen*, von denen die zwei vordersten bei den Cyclostomen in ganz andere Bildungen übergegangen waren. Die Ausbildung solcher Kiemenbogen steht wieder im Einklange mit der Entfaltung des Craniums, welches der branchialen Region entspricht, und die Beziehung auch der beiden ersten Bogen zu Kiemen ist ebenfalls ein im Gegensatze zu den Cyclostomen stehendes Moment.

Die **Selachier** bieten die niedersten Zustände, nicht nur in dem getrennten Fortbestehen des Craniums und des Visceralskelets, sondern auch in der Erhaltung der knorpeligen Beschaffenheit beider, so wie in vielen an denselben sich ergebenden Befunden.

Am **Cranium** ist der aus den Parachordalia hervorgegangene Abschnitt von der Chorda durchsetzt und umschließt das Hinterhirn vollständig. Die Chorda bleibt bei manchen Haien (Heptanchus) nur am hintersten, in die Wirbelsäule übergehenden Abschnitte von einigem Umfange, während sie nach vorn auf einen dünnen Faden reducirt ist, welcher an einem in das Cavum cranii gerichteten Vorsprunge (Sattellehne) sein Ende findet (Fig. 191 *Ch*). Dieser Zustand erhält sich aber nur bei einigen Gattungen; bei der Mehrzahl der Haie ist von ihm keine Spur mehr da, außer mikroskopischen Resten, die nicht einmal von beständigem Vorkommen sind. Bei vielen habe ich sie stets vermisst, auch bei allen Rochen. Diesem chordalen Abschnitte des Craniums, welchen ich auch *vertebralen Theil* der Schädelkapsel genannt habe, weil er die auf Spinalnerven beziehbaren Kopfnerven entsendet und eben durch sein Verhalten zur Chorda in seinem Aufbau höchst wahrscheinlich der Wirbelsäule gleichkommt, schließt sich ein bedeutender prächordaler Abschnitt an, welchen ich auch als *prävertebralen* bezeichnete. Diese Verhältnisse kommen auch äußerlich zum Ausdrucke bei den niederen Haien in einer weiter unten zu erwähnenden Winkelstellung beider Abschnitte.

Fig. 191.



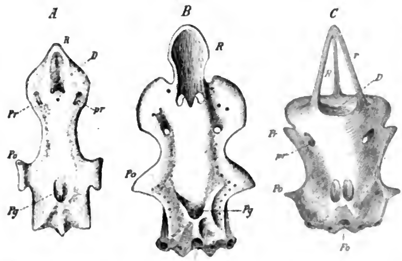
Medianschnitt durch das Cranium von Heptanchus. *Ch* Chorda. *S* Sattellehne. *R* Rostrum. *B* Basalvorsprung. *M* seitlicher Vorsprung. *m* Decke der Präfrontallücke. Im Übrigen sind die Durchtrittsstellen der Nerven mit den Initialen der letzteren bezeichnet.

Wie der Binnenraum im Wesentlichen der Gestaltung des Gehirns angepasst ist, so ergiebt sich das Cranium auch in der äußeren Beschaffenheit als das **Product von Anpassungen, die von verschiedenen Organen ausgehen** und an den verschiedenen Regionen zum Ausdrucke kommen. An die Wirbelsäule schließt sich die Occipitalregion bei manchen Haien (Notidani) continuirlich an dergestalt, dass am Skelet hier keine Grenze besteht und Wirbel mit ihrem Körper,

oder dem Bogen mit dem Cranium, zusammenhängen. Dass in den letzten Abschnitt der Occipitalregion auch einige Wirbel aufgegangen sind, die also nicht nur in bloßem Anschlusse stehen, wird durch die Berücksichtigung der Nerven begründet.

Jene hinter dem N. vagus zum Austritte gelangenden Nerven sind in verschiedener Zahl, und wo deren mehrere bestehen, sind die vordersten unter den Vagus gerückt Fig. 191 *sp*). Nehmen wir sie als Anhaltspunkte für die Bestimmung der Grenze der Occipitalregion, so ergiebt sich *für die letztere ein sehr verschiedener Werth*, und dieser wird in Anbetracht des Anschlusses deutlicher Wirbel ans Cranium noch schwankender. Wir sehen also bei den Haien das Cranium in unsicherer Abgrenzung und werden fragen, ob darin ein primitiver Zustand liegt, oder ob nicht ein secundärer Vorgang in jenem Verhalten sich ausdrücke. Die Prüfung des Craniums der Rochen auf jenen Punkt liefert Aufschlüsse. Bei allen Rochen ist der Vagus der letzte das Cranium verlassende Nerv, wie unter den Haien bei Cestracion. Da der Vagus Kiemen versorgt und jene bei Haien hinter dem Vagus austretenden Nerven keine directen Beziehungen zu Kiemen besitzen, entspricht also das Cranium der Kiemenregion. Für die den Rochen und Haien gemeinsamen Vorfahren wird dieser in Bezug auf den Umfang tiefer stehende craniale Befund bestanden haben müssen, denn man kann von dem Zustande, wie er bei Rochen gegeben ist (nur in Bezug auf die Abgrenzung und nicht auch auf andere Verhältnisse), d. h. von einem Abschlusse des Craniums mit dem Vagus, wohl den Befund bei Haien ableiten, aber nicht umgekehrt. Wir sehen somit bei den Rochen die Bildung des Craniums auf einem primitiveren Stadium als bei den Haien erhalten. Bei den Haien sind nach Ausweis der Nerven noch Theile vom Rumpfe her hinzugetreten, welche bei den Rochen noch nicht den Anschluss erlangten. *Die Erhaltung dieses Zustandes knüpft an die vollzogene Abgliederung des Craniums vom übrigen Achsenskelet an*, ebenso wie andererseits die Aufnahme von Bestandtheilen des Rumpfes ins Cranium durch den unbeweglichen Zusammenhang beider ermöglicht war. Der niedere Zustand wird damit zum Ausgangspunkte eines höheren, und ein höherer (wie er im beweglichen Cranium besteht) erwarb damit ein Hindernis für den Zuwachs neuer Bestandtheile.

Fig. 192.



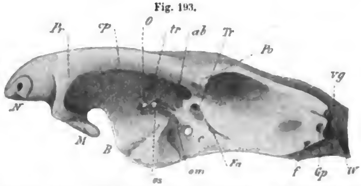
Cranien von der dorsalen Seite. *A* Heptanchus cinereus. *B* Acanthias vulgaris. *C* Galeus. *R* Rostrum. *D* Öffnung des Craniums. *Pr* Präorbitalfortsatz. *Po* Postorbitalfortsatz. *Pg* Parietalgrube. *Fo* Foramen occipitale.

Wenn die Occipitalregion, indem sie außer jenen Nerven noch die der eigentlichen Vagusgruppe austreten lässt, dadurch keine Auszeichnung empfängt und häufig sehr verkürzt erscheint, wie sie ja bei den Cyclostomen nur basal vorhanden

war, so ist die davor befindliche um so charakteristischer gestaltet. Hier ist das umfänglich gestaltete Gehörlabyrinth in die Wand des Schädels eingeschlossen und bedingt darum eine auch äußerlich sich geltend machende Verdickung, um so mehr, als vor der Labyrinthregion eine *beiderseitige* Einbuchtung, die Orbita, besteht. Die bei den Cyclostomen noch freiliegende knorpelige Labyrinthkapsel ist bei den Selachiern völlig in das Cranium übergegangen. Aber da das Labyrinth in der ganzen Ausdehnung jener Region sich erstreckt, kommt auch der *Entfaltung* des Labyrinthes ein bedeutender Antheil an der Ausbildung der Schädelkapsel zu. Nicht selten sind die Bogengänge äußerlich erkennbar. Dem Anschlusse des Bulbus oculi mit seinen Adnexen an das Cranium entspricht die *Orbitalregion.* Die sie hinten gegen die Labyrinthregion abgrenzende Fortsatzbildung (Proc. postorbitalis (Fig. 192 *Po*), ebenso wie die sie von der folgenden vorderen scheidende (Pr. praeorbitalis, *Pr*) compliciren von Neuem das craniale Relief. Von Wichtigkeit erscheint das Bestehen einer meist durch Bindegewebsmembran und Gallertgewebe geschlossenen *Lücke in der Präfrontalregion.* Sie entspricht dem offenen Schädeldache der Cyclostomen, aber sie ist gegen jenes reducirt und weiter nach vorn gerückt (Fig. 192 *C, D*). Weiter nach vorn bildet die paarige, ins Knorpelcranium gesenkte Nasengrube das Merkmal der Ethmoidalregion, von der auch zwischen beiden Nasenknorpeln ein bei den niederen Formen der Haie minder starker, medianer, bei manchen, am meisten bei vielen Rochen, stark ausgeprägter Fortsatz, das *Rostrum*, entspringt (*R*). So sind es vor Allem die drei höheren Sinnesorgane, welche bei vermehrter Knorpelentfaltung des Craniums dasselbe eine bestimmte Gestalt gewinnen und diese unter vielerlei Modificationen festhalten lassen.

An der Basis bildet der vertebrale Abschnitt des Craniums die Fortsetzung der Wirbelsäule, aber am prävertebralen Theile läuft die Unterfläche mehr oder minder stark aufwärts zum Rostrum, am schärfsten bei den Notidaniden, mit jener hinteren Basalfläche einen Winkel bildend (Basalwinkel). Damit kommt die Verschiedenheit des morphologischen Werthes beider Abschnitte zum Ausdruck, der schon bei manchen Haien mit langem Rostrum (Centrophorus) abgeschwächt und bei den Rochen verschwunden ist. Die Schädelhöhle ist außerhalb der Durchlässe für Nerven u. a. nicht allseitig von Knorpel umwandet. Ihr vorderster Raum wird median mit einer über dem Rostrum befindlichen, mehr oder minder zwischen den beiderseitigen Nasenkapseln eingesenkten Öffnung (die schon erwähnte Präfrontallücke) angetroffen, die von einer festeren Membran, an welche weiches Gewebe sich anfügt, geschlossen wird. Auf die Gestalt des

Fig. 193.

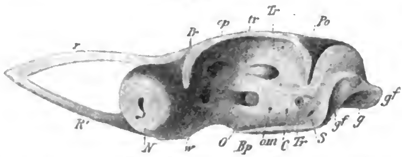


Cranium von Hexanchus griseus, lateral. *N* Nasenkapsel. *os* Augenstiel. *c* basaler Quercanal. *cp*, *W* assimilirte Wirbel. Andere Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren.

Craniums sind auch die Kiefertheile von Einfluss, welche Verhältnisse beim Visceralskelet zu betrachten sind.

Wie schon bei den Haien in der Gestaltung des Craniums bei der verschiedenartigen Ausbildung seiner Regionen und ihrer Theile eine große Divergenz obwaltet, so kommt solche noch mehr bei den Rochen zum Vorschein, indem hier als ein neuer Factor auch die vordere Gliedmaße umgestaltend eingewirkt hat. Auch in dem Zusammenhange des Craniums mit der Wirbelsäule trat eine wichtige Veränderung ein durch die Lösung der Continuität. Schon bei Haien war diese vorbereitet durch Ausbildung von Articulationsflächen an der lateralen Occipitalregion. Es sind aber noch keine wahren Gelenke. Indem die Basis median sich immer mehr zu einer dünnen Platte formte, wird die vertebrale Verbindung auf jene seitlichen Theile verlegt, welche dann als Condyli occipitales fungiren. Das Cranium hat damit seine Selbständigkeit erlangt.

Fig. 194.



Cranium von Galeus, lateral. *R'* ventrale Rostralspange. *r* dorsale Spange. *Bp* Basalplatte. *g*, *gf* Gelenktheile. Andere Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren.

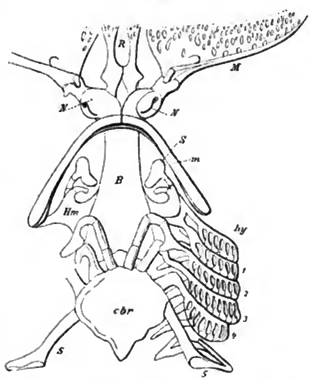
Die Unterscheidung des chordalen oder *vertebralen* und des prächordalen oder *prävertebralen* Abschnittes am Cranium, wie sie eben durch das Verhalten der Chorda bedingt wird, muss die Frage, wie sich diese Abschnitte zu niederen Zuständen verhalten, hervorrufen, zumal als beide auch bei Cyclostomen unterscheidbar sind. Ich ging bei ihrer Aufstellung von der Thatsache aus, dass der vertebrale Abschnitt, indem ihm die Parachordalknorpel zu Grunde liegen, die älteste Skeletbildung am Cranium vorstellt, von welcher aus der prächordale Abschnitt entsteht. Dass jene Parachordalia aus discreten metameren Elementen entstehen, habe ich wahrscheinlich gemacht, indem ich die Bedingung für die erste Knorpelbildung im Achsenskelet darlegte (vergl. S. 315). Dass wir nichts mehr davon wahrnehmen, beruht auf dem bedeutenden Maße der Umgestaltung, welche der ganze Kopf erfahren hat und von welcher nur wenig von den früheren Stadien ontogenetisch recapitulirt ist. So wenig als sie von mir als absolut »sicher« behauptet wurden, kann ihre einstmalige Existenz in Abrede gestellt werden.

Ob man sich vorstellt, dass hier discrete Knorpeltheile bestanden, die zu den Parachordalia verschmolzen, oder ob man die letzteren einheitlich auftretend auch phylogenetisch sich denkt, ist im Grunde gleichgültig. Thatsache bleibt die Existenz der einheitlichen Parachordalia, aber auch die bei Amphioxus hier waltende Metamerie. Ob die letztere vielleicht successive auch im Knorpel sich ausprägt, ist ungewiss. Wenn sie aber auch der chordalen Region des Craniums zu Grunde liegt, so geht daraus noch nichts für die prächordale Region hervor, an welcher keine Andeutung für eine Metamerie besteht. Desshalb können wir auch nicht Amphioxus zur Begründung einer solchen anführen, denn dessen präorale Metamerie, die nur dorsal ausgedrückt ist, ist eben ohne Vergleichsobject bei den Cranioten, wo sie nur künstlich etablirt werden könnte.

Was die einzelnen *Regionen des Craniums* betrifft, so hält sich die occipitale in verschiedenen Zuständen des Aufgenommenwerdens in das übrige Cranium, indem sie bei den Notidaniden mehr, bei anderen Haien weniger vorspringt und bei noch anderen von den seitlichen Partien überragt wird. Andeutungen einer medianen Leiste (Crista occipitalis) finden sich mehrfach. Sie bildet eine Befestigungsstelle für die dorsale Muskulatur. In der Labyrinthregion macht sich die Anpassung an Labyrinththeile (Bogengänge) vielfach bei niederen Haien bemerkbar und deren Anordnung ist deutlich an Vorsprüngen zu sehen. Dem Gehörorgan verdankt auch eine dorsale Grube ihre Entstehung (Parietalgrube), in deren Grunde die Foramina parietalia sich finden. In der Orbitalgegend ist die Überdachung des Augapfels durch das Cranium in verschiedenem Maße ausgeführt. Beachtung verdient ein hinter der Austrittsstelle des Sehnerven vom Cranium entspringender, meist schlanker Fortsatz (Augenstiel), der gegen den Bulbus sich verbreitert und demselben eine Stütze abgiebt. Ob er allgemein vorkommt, ist unbekannt. Während die Orbitalwand bei den niederen Abtheilungen der Haie steil nach der Basis cranii abfällt, erhält sie allmählich bei den anderen einen Boden, indem die Basis zu einer Platte (Fig. 194 *Bp*) sich verbreitert hat (Mustelus, Galeus).

Am ethmoidalen Abschnitte bestehen die bedeutendsten Differenzen. Der Eingang zur Nasenhöhle ist durch einen denselben begrenzenden Knorpel in zwei Abschnitte getrennt, von denen der eine dem einströmenden, der andere dem ausströmenden Wasser dient. Dieser Nasenknorpel zeigt außerordentlich mannigfaltige Befunde und ist auch in seinem Zusammenhange mit der Nasenkapsel des Craniums wechselnd, immer aber in functioneller Beziehung zum Riechorgan, als Hilfsapparat wirksam (s. bei den Sinnesorganen).

Fig. 195.



Cranium und Kiemenskelet von Torpedo, von der ventralen Seite. *B* Basis cranii. *N* Nasenkapseln. *R* Rostrum. *M* Präorbitalknorpel. *Hm* Hyomandibulare. *S* Spritzlochknorpel. *m* Unterkiefer. *hy* Hyoid. *1, 2, 3, 4, 5* Kiemenbogen. *cbr* Cardiobranchialplatte.

Der Präorbitalfortsatz zeigt schon bei den Notidaniden einen nach unten und hinten gerichteten Anhang, der bei Heptanchus wie eine Abgliederung sich darstellt, bei Hexanchus selbständiger erscheint. Bei den Rochen erlangt dieses der seitlichen Ethmoidalgegend beweglich angefügte Knorpelstück als »*Schädelflossenknorpel*« eine große Bedeutung (Fig. 193 *M*). An es schließt sich ligamentös das Propterygium der Brustflosse an, so dass es die Verbindung der letzteren mit dem Cranium vermittelt (Raja, Trygon). Die größte Entfaltung zeigt es bei den electrischen Rochen (Fig. 195 *M*). Hier wird es von einem starken Vorsprunge getragen und läuft als dünne Knorpelplatte in eine Anzahl von Fortsätzen aus, oder die Platte bietet zahlreiche Durchbrechungen (Torpedo, Fig. 195). In allen diesen Fällen ist nur das laterale Ende des Knorpels dem Brustflossenskelet zugekehrt, ohne von ihm erreicht zu werden. Es bildet also hier einen directen Stützapparat für den

Vorderrand der Brustflosse an dem dem Cranium sich anfügenden Abschnitte derselben. Zwei kleinere Knorpel ergänzen bei Narcine den Stützapparat des Flossenrandes zwischen dem großen Knorpel und dem Cranium. Wir werden auf diesen Skelettheil nochmals zurückkommen.

In eine Reihe mannigfaltiger Zustände geht das *Rostrum* über, welches immer zu der großen vorderen Schädelöffnung Beziehungen besitzt. Bei manchen der älteren Haie ist es kaum angedeutet, aber bei Hexanchus hat sich die Umrandung jener Öffnung, vorn wie lateral, nach vorn ausgezogen und daran schließt sich eine bei anderen Haien weitergehende Ausbildung, welche diesen Theil als einen dorsal rinnenförmigen Fortsatz des Craniums erscheinen lässt. *Diese Entfaltung steht mit hier vorhandenen Hautsinnesorganen im Zusammenhang* und ist wohl dadurch, besonders in dem folgenden Zustande bedingt.

Hier besteht eine hochgradige Durchbrechung des Rostrums (Pristiurus, Centrophorus, Scyllium, Mustelus, Galeus und die Carcharien). Ein medianer Knorpel *R* besteht dann fort, terminal verbunden mit zwei von der Ethmoidalregion, meist von der Nasenkapsel entspringenden Knorpelstäben *r*, welche von dem oberen seitlichen Rande des Rostrums übriggeblieben sind (Fig. 192 *C* und Fig. 194 *R*, *r*). Diese Umgestaltung eigener Art ist aber schon bei den anderen Haien vorbereitet, und ich habe einen Canal nachweisen können, aus dessen Erweiterung jene das dreischenkelige Rostrum hervorrufende Durchbrechung oder Fensterbildung erfolgt ist. Aus dem Beginne dieser Einrichtung leiten sich die Befunde des Rostrums der Rochen ab. Dieses entspricht aber nur dem medianen Schenkel des dreitheiligen Rostrums der Haie, wie die Vergleichung mit Centrophorus lehrt. Hier walten vermittelnde Zustände; das ziemlich breite Rostrum ist von zwei lateralen Fenstern durchsetzt, deren seitliche Begrenzung zum Theil durch einen Faserstrang gebildet wird. Die völlige Rückbildung dieses Stranges und die Verstärkung des medianen Stückes würde das Rostrum rochenartig gestalten. Vermisst wird es bei Trygon, Myliobatis u. a. Die Rajen besitzen es in bedeutender Verlängerung und bei Pristis ist es unter Entfaltung von Placoidzähnchen des Integuments zu mächtigen Zahngebilden und anderen vom Integument ausgehenden Sonderungen zur Grundlage der »Säge« geworden, welche diesem Thiere als furchtbare Waffe dient.

Andere Beziehungen erlangt das Rostrum der Torpedines. Bei diesen geht es von den Rändern der Präfrontallücke in zwei von einander getrennt bleibende Theile über (Fig. 195 *R*), welche terminal in den Flossensaum des Kopfes ausstrahlen, und damit ähnlich wie die Schädelflossenknorpel (*M*) sich verhalten. Narcine dagegen besitzt nur zwei ganz kurze Rostralfortsätze an dem außerordentlich breiten und langen präfrontalen Schädelabschnitte, der dadurch selbst in die Begrenzung der Flosse kommt.

Die größten Differenzirungen im Bereiche der vorderen Region des Craniums finden bei *Sphyrna* statt und liegen der hammerähnlich gestalteten Kopfform dieser Haie zu Grunde. Während das Rostrum mit dem anderer Carchariae übereinkommt, sind die Nasenkapseln bedeutend in die Quere ausgezogen und umschließen eine entsprechend weitere Cavität. Diese *vom Riechorgan ausgegangene Veränderung* wirkt auch umgestaltend auf dahinter gelegene Partien, vor Allem auf die Lage des Auges, welches weit von der Orbitalbucht des Craniums hinter das freie Ende der verlängerten Nasenkapsel sich bettet und in dieser Lage von dem weit lateral an letzterer entspringenden Präorbitalfortsatz erhalten wird. Derselbe läuft in etwas mehr als einen Halbkreis beschreibende Hörner aus. Das vordere lehnt sich an den Hinterrand des Endes der Nasenkapsel, dem hinteren legt sich das verdickte Ende des in eine schlanke Spange ausgezogenen Postorbitalfortsatzes an, der damit gleichfalls zur Stütze des Auges beiträgt. So wird durch Anpassung aus normalen

Bestandtheilen ohne jede wesentlich neue Zuthat eine der auffallendsten Formen des Craniums, ein hervorragendes Beispiel für die Wirkung der Veränderung eines Organs auf die Anpassung der Nachbargebiete.

Außer der oben angeführten Einfügung von der Wirbelsäule angehörigen Bestandtheilen ins Cranium kommt noch ein *Anschluss ausgebildeter Wirbel* durch Überwucherung von Seite des Craniums zu Stande. Solches findet sich bei *Carcharias*, bei dem die mächtige Entfaltung des Kieferapparates eine umfänglichere Pfanne des Hyomandibulargelenks und damit eine voluminösere Gestaltung der benachbarten Schädelregion hervorrief. Die Vagusöffnung ist in einen langen Halbcanal umgewandelt, dessen mediale Wand auf die Seiten der ersten Wirbel sich stützt, so dass drei derselben von ihr bedeckt werden.

E. Rosenberg, Untersuch. über die Occipitalregion des Craniums und die proximalen Theile d. Wirbelsäule. Festschrift. Dorpat 1884. Derselbe, Sitzungsber. d. Dorpater Naturforschergesellschaft. 1886 (17. Febr.). C. Gegenbaur, Über die Occipitalregion und die benachbarten Wirbel der Fische. Festschr. f. Kölliker. Leipzig 1887.

§ 107.

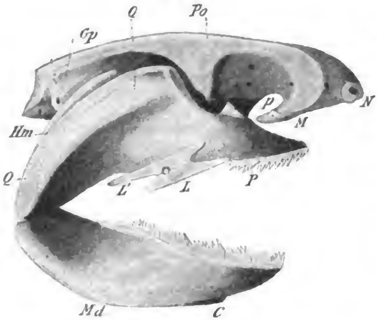
Das Visceralskelet unterhalb des Craniums erstreckt sich ursprünglich in dem dem Kopfe zugetheilten Körperabschnitte, wie aus der Vergleichung der Hinterhirnregion mit der Ausdehnung der Kiementaschenreihe bei Selachierembryonen zu ersehen ist. Während aber dorsal eine relative Verkürzung sich einleitet, greift im ventralen Gebiete mit der Entwickelung der Kiemen eine Ausdehnung Platz und eine Verschiebung des Kiemenapparates in die Rumpfregion ist die Folge. In letzterer treffen wir denn auch später das Kiemenskelet. Im Kopfe, so weit ihm dorsal das Cranium entspricht, bleibt aber das erste Paar jener Visceralbogen bestehen, welches nach mehr oder minder vollständiger Aufgabe seiner ursprünglichen Beziehung zu Kiemen bedeutende Umgestaltung erfährt. Sie veranlassen die Unterscheidung dieser Theile als *Kieferbogen* und als *Zungenbeinbogen*. Beide verlangen gesonderte Vorführung, welcher sich jener vor dem Kieferbogen befindliche Skelettheil, der *Labialknorpel*, anzuschließen hat. Dazu kommen noch die dem Kiefer- wie dem Zungenbeinbogen zugehörigen, ihre frühere Beziehung zu Kiemen bekundenden Anhangsgebilde, *Kiemenstrahlen*.

Der Kieferbogen umzieht bei Haiembryonen die weite Mundöffnung, wobei sein oberer Theil von dem anderseitigen derart absteht, dass zwischen den beiderseitigen noch eine craniale Strecke in der Umgrenzung der Mundöffnung liegt. Mit der weiteren Knorpelentfaltung, die in jenem Zustande erst beginnt, kommt am oberen Theile des Bogens eine vorwärts und medial gerichtete Fortsatzbildung zu Stande, welche schließlich die Mundöffnung dorsal begrenzt. Das ventrale Bogenstück tritt allmählich mit dem dorsalen in Articulation als knorpeliger *Unterkiefer* (Mandibula), während das erstere als *Oberkiefer* fungirt und als *Palatoquadratum* bezeichnet wird. Am Palatoquadratum repräsentirt der hintere, ursprünglichere und die Verbindung mit dem Unterkiefer besitzende Abschnitt den Quadrattheil, der vordere, erst secundär zur Ausbildung gelangte den palatinen Abschnitt (Fig. 196 *P*, *Q*).

Der Kieferbogen ist mit seinen beiden Theilen bei allen Selachiern der

mächtigste Visceralbogen, dessen Volumsentfaltung auch an der Verdrängung des Kiemengerüstes nach hinten ein bedeutender Antheil zuzuschreiben ist. Diese Ausbildung ist durch seine Leistung bedingt, und diese ist wieder mit der Bezahnung eng verknüpft, welche dem Bogen an seinen beiden Abschnitten vom hier sich zur Mundbucht fortsetzenden Integument her zukam. Die Placoidgebilde des Integuments (vergl. S. 154) haben sich an den Kiefern zu Zähnen ausgestaltet und liefern damit dem Kieferbogen die Organe seiner Wirksamkeit für die Bewältigung der Nahrung. Dabei kommt auch der Ausbildung der Muskulatur eine große Bedeutung zu, da nur unter ihrer Wirkung jene Differenzirung erfolgen konnte, wie diese selbst wieder von dem entstandenen Gebilde beherrscht war. Der Kieferbogen findet am Cranium eine Stütze. Bei den Notidaniden lehnt sich das Palatoquadratum, und zwar der Quadrat-Abschnitt, an die hintere untere Fläche des Postorbitalfortsatzes (Fig. 196). Bei Hexanchus ist diese Stelle gelenkartig gebildet. Aber am Palatin-Knorpel hat sich bereits ein dorsal gerichteter Vorsprung ausgebildet, welcher bei den übrigen Haien die craniale Verbindung übernimmt, nachdem der postorbitale Anschluss bei ihnen aufgegeben ist. Dieser am Palatinum vorhandene Fortsatz legt sich schon bei den Notidaniden an der Basis cranii an deren vorderen, oben erwähnten Winkel (S. 327), auch bei Scymnus noch in ähnlicher Weise, während bei anderen die Verbindung mehr an der Präorbitalregion statt hat (z. B. Squatina). Es wird aber dadurch kein festerer Anschluss ans Cranium erreicht, welcher dem postorbitalen der Notidani functionell gleich käme. Ein solcher kommt erst zu Stande mit der Betheiligung des Hyoid- oder Zungenbeinbogens an der cranialen Befestigung der Kiefer.

Fig. 196.

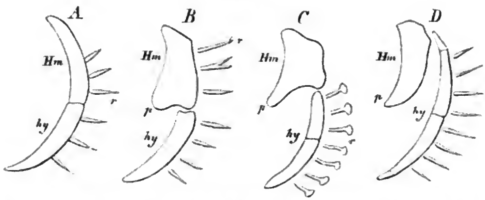


Cranium mit Kiefer- und Zungenbeinbogen von **Hexanchus**. *P, Q* Palatoquadratum. *Md* Unterkiefer. *Hm* Hyomandibulare, großentheils im Umrisse. *C* Copula des Hyoid. *L, L'* Labialknorpel.

Der Zungenbeinbogen erscheint bei den Notidani in der primitivsten Form, ein aus zwei Gliedern bestehender Bogen, ohne alles besondere Relief nach innen vom Kieferbogen liegend, der ihn mit seinen massiven Bestandtheilen von außen her größtentheils deckt (Fig. 196). Das obere Glied des Hyoidbogens (*Hm*) schließt sich durch Bandverbindung der Labyrinthwand des Craniums an, das untere, ventrale, ist mit dem anderseitigen durch eine Copula (*C*) in mittelbarem

Zusammenhange, worüber beim Kiemenskelet nochmals berichtet wird. Die beiden Glieder des Zungenbeinbogens bleiben bei den pentanchen Haien nicht mehr in dem gleichartigen Verhalten. Das obere geht unter Umgestaltung und Ausbildung eines besonderen Bandapparates, den wir hier übergehen müssen, eine engere Verbindung mit dem Kieferbogen ein, wobei wir nicht vergessen dürfen, dass es demselben bereits bei den Notidani anlagert. *Indem die craniale Verbindung des Hyoidbogens sich erhält, indess jene des Kieferbogens sich gelöst hat, wird dem ersteren die Stützfunction für den Kieferbogen übertragen, und damit beginnt* für den Hyoidbogen ein neuer Zustand, aus welchem weitere Veränderungen im Gebiete des Kopfes hervorgehen. Die geänderte functionelle Bedeutung hat am oberen Gliede die Entstehung eines Vorsprungs (Fig. 197 *B, p*) hervorgerufen, welcher bei den Notidaniden (*A*) noch nicht bestand. Er ist in sehr verschiedenem Maße ausgebildet. Auch das untere Bogenstück ist dadurch different geworden, bleibt aber bei den Haien noch einheitlich, zumeist ein noch ziemlich massives Gebilde.

Fig. 197.



Darstellung der Umwandlung des Hyoidbogens bei den Selachiern. Schema. *A* Verhalten der Notidani, *B* der pentanchen Haie, *C* Torpedo, *D* Raja. *Hm* Hyomandibulare. *p* Fortsatz desselben. *hy* Hyoid. *r* Radien.

Da ihm die Beziehung zur sogenannten Zunge gewahrt bleibt, unterscheiden wir es als Zungenbein, oder *Hyoid* (Fig. 197 *B, hy*) im engeren Sinne, von dem oberen, welches *Hyomandibulare* (*Hm*) benannt wird. Auch als »Kieferstiel« ward es bezeichnet.

Der bei den Haien trotz formaler Veränderungen noch einheitlich erkennbare Hyoidbogen ist bei den Rochen noch mehr umgestaltet, indem das Hyomandibulare die Trägerrolle für die Kiefer vollständiger übernahm. Das steht in Zusammenhang mit Veränderungen der Kiefer selbst nicht nur, sondern auch den bedeutsamen Veränderungen im Gesammtbereiche des Kopfes, durch die Entfaltung der Brustflosse. Das Hyomandibulare hat sich bei den Torpedines in eine breitere Platte umgewandelt, an welcher der Vorsprung bei den Haien einen längeren Fortsatz darstellt (Fig. 197 *C, p*). Das Hyoidstück fügt sich aber nach wie vor dem Hyomandibulare an, und zwar an dessen Hinterrand, wozu gleichfalls die Haie Anfänge boten (z. B. Squatina). Am Hyoid ist zugleich eine Gliederung erschienen, es ist in zwei Stücke getheilt und im Ganzen einem Kiemenbogen ähnlich geworden,

indem es die ursprünglich dem gesammten Hyoidbogen zukommende Function übernahm.

Weiter ist der Sonderungsprocess bei den Rajae gediehen, *das Hyomandibulare hat sich, am Cranium die bei den Haien wie bei den Torpedines bestehende Verbindung behaltend, ebenso wie den Zusammenhang mit den Kiefern, distal vom Hyoid getrennt, welches jetzt hinter das Hyomandibulare gerückt ist* und mit dem Cranium selbst Verbindung gewann (Fig. 196 *D*). Den Weg dazu zeigt Torpedo. Der ganze Process drückt eine *Zerlegung* des *Hyoidbogens* aus, welcher in seinen beiden, bei den Notidani noch indifferenten Abschnitten in von einander völlig getrennte Theile überging: das Hyomandibulare schloss sich den Kiefern an (Kieferstiel), das Hyoid den Kiemenbogen, mit denen es bei den Rajae auch die gleiche Gliederung empfing. Functionell hat dieses Stück schon den Kiemen angehört. Es behält aber auch in seinen neuen Verhältnissen manche als Unterschiede von den übrigen Kiemenbogen sich geltend machende Charaktere.

Mit dieser Scheidung ist die weiteste Entfernung von dem bei den Notidani bewahrten primitiveren Zustande eingetreten, und bei einer sich etwa auf die Raja beschränkenden Erfahrung würde man nicht zu der Erkenntnis gelangen, wie sie auf dem mit den Notidani beginnenden Wege zu erlangen ist. Die Torpedines stellen sich dann als vermittelnde Zustände zu den Rajae dar und stehen den Haien näher als die letzteren. Darin mögen Jene etwas Auffallendes erkennen, welche der Meinung sind, dass mit der höheren Organisationsstufe, oder sagen wir lieber mit der weiteren Entfernung vom Ausgangspunkte, auch in der Gesammtheit der Organisation stets eine größere Veränderung erlangt wird. Das schließt aber nicht aus, dass in einzelnen Organsystemen sehr niedere Zustände sich forterhalten, indess der Gesammtorganismus schon eine höhere Stufe betrat. Dafür bestehen viele Beispiele. Desshalb ist der in diesem Falle aus der systematischen Stellung von Raja und Torpedo genommene Einwand von vorn herein hinfällig. Die Torpedines sind übrigens nicht bloß in Betreff des Zungenbeinbogens auf primitiverer Stufe als die Rajae, während die letzteren durch das Rostrum in Vergleichung mit Torpedo viel weniger verändert sind. Es ist überhaupt verfehlt, die einen von den anderen abstammen zu lassen, da wir doch nur sagen können, dass der eine Organbefund sich von Zuständen herleiten muss, die in ähnlicher Weise bei einer anderen Form sich noch erhalten haben. Wenn ich die Hyoidverhältnisse bei Raja von jenen bei Torpedo, d. h. von solchen, die letzteren ähnlich sind, ableite, so ist damit noch lange nicht ausgesprochen, dass desshalb Raja von Torpedo abstamme!

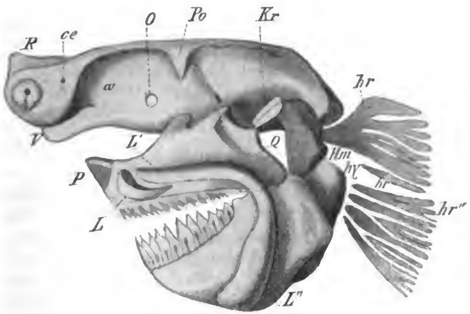
Dass die Ontogenese des Kopfskelets der Rochen genau so auftritt, wie es beim erwachsenen Thiere sich findet, beweist nur, dass der phyletische Weg nicht mehr eingeschlagen wird, wie das ja eine ganz gewöhnliche Cänogenie ist, nicht aber beweist es, dass jener Zustand, weil er frühzeitig auftritt, desshalb ein primitiver sei.

Vor dem Kieferbogen besteht noch ein kleiner Skeletcomplex in den Lippenfalten, daher als Labial- oder Lippenknorpel unterschieden (Fig. 198 *L*, *L'*, *L''*). Sie sind in mehr lateraler Lage, als zwei obere und ein unterer, davon einer, *Prämaxillarknorpel* (*L*), der erstere, weiter vorn liegt und der zweite obere, *Maxillarknorpel*, mit dem einzigen unteren in der Regel im Anschlusse steht. Median sind sie meist aus einander gerückt, so dass Palatoquadratum, dem die oberen

anschließen, und der Unterkiefer, welchem der untere anliegt, hier frei zu liegen kommen (vergl. Fig. 198). Die Ausbildung dieser Bogen ist bei den Haien mannigfach verschieden, manchmal sind sie reducirt und ihre Reste bestehen nur in den Mundwinkeln, oder sie werden vermisst. Bei den Rochen sind sie nur selten vollzählig. Die oberen ändern auch ihre Lage, indem sie Beziehungen zur Nasenklappe gewinnen.

Ob die Labialknorpel den Visceralbogen homodyname Theile sind oder nicht, ist nicht zu entscheiden. Die Ontogenese hat nichts hierher Gehöriges aufgedeckt.

Fig. 198.



Kopfskelet von Scymnus. *Kr* Spritzlochknorpel. *L*, *L'*, *L''* Lippenknorpel. *hr* Kiemenstrahlen. Andere Bezeichnungen wie früher.

Dagegen finden sich bei den Stören und Teleostei Organisationsverhältnisse in der Umgebung des Mundes, welche den Labialknorpeln eine wichtige Rolle beimessen lassen. (S. das Präoralskelet.)

Mit dem *Kiefer-* und dem *Zungenbeinbogen* sind noch Skeletgebilde zu betrachten, welche auf deren Bedeutung als Kiemenbogen sich beziehen. Allen Kiemenbogen treffen sich kleinere Knorpelstücke als Kiemenstrahlen, *Radien*, angefügt. Solche oder Reste von ihnen begegnen uns auch an jenen erstgenannten Bogen. Wie zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen eine erste Kiementasche besteht, die sich verändernd später den »Spritzlochcanal« vorstellt, nachdem sich die Ausbildung der Tasche auf den oberen Raum zwischen jenen beiden Bogen beschränkt hat, so finden sich in der vorderen Wand jenes Canals in den sogenannten Spritzlochknorpeln Rudimente von Kiemenstrahlen. Drei (Centrophorus) oder zwei (Acanthias, Scymnus) oder nur einer, welcher Knorpel dann meist größer ist, bilden jene Reste, welche bei fehlendem Spritzloche in der Regel gleichfalls verschwunden sind.

Sehr ansehnlich sind diese Knorpel bei Rochen, die durch Weite des Spritzlochcanals sich auszeichnen. Der Knorpel liegt hier einer aus der Schleimhautauskleidung gebildeten Klappe zu Grunde und tritt damit in eine neue Function. Eigenthümlich ist das Verhalten bei Torpedo, bei dem der Knorpel durch einige kleine Stücke mit dem Hyomandibulare in Zusammenhang steht, wie von einem dort ausgehenden Stiele getragen (Fig. 195 *S*). Auch ein directer Fortsatz des Hyomandibulare erstreckt sich neben jenem Stiele in den Bereich des Spritzlochcanals. Daraus könnte auf eine andere Beziehung der Spritzlochknorpel als die oben angeführte geschlossen werden, wenn nicht das Verhalten der Haie solches verböte, wo die Zugehörigkeit der Knorpel zur *vorderen* Wand des Spritzlochcanals außer Zweifel ist. Demgemäß ist der Befund bei Torpedo nicht als primitiver, sondern als veränderter anzusehen. Auch der bei den Haien nicht mehr sich findende directe Anschluss der Knorpel ans Palatoquadratum entspricht einer Veränderung. Sie ist minder groß, wenn man weiß, dass auch die Radien der Kiemenbogen diesen nur lose angefügte, oft auch entfernter davon befindliche Gebilde sind. Dazu kommt noch die bedeutende Volumsentfaltung des Palatoquadratum, welche eine Dislocation bedingen musste, wie sich auch daraus wie aus der Enge des Spritzlochcanals das Fehlen der Knorpel bei den Notidaniden verstehen lässt. Es liegt eben hier eine Region vor, in welcher viele Umgestaltungen Platz griffen.

Über die Spritzlochknorpel s. JOH. MÜLLER, Myxinoiden. I. S. 142 ff. HENLE, Narcine (op. cit.). STANNIUS, Zootomie der Fische. Ferner meine Untersuchungen. III. S. 197.

Eine letzte Gruppe von Skeletbildungen, die uns beim Kopfe zu betrachten obliegt, sind die Radien des Hyomandibulare. Noch bei den Notidaniden trägt der gesammte Zungenbeinbogen Kiemenstrahlen, welche nur durch die größere Anzahl von jenen der folgenden Kiemenbogen sich auszeichnen, aber am oberen und am unteren Abschnitte des Bogens sich ziemlich gleichartig verhalten. Nur der Umstand, dass am oberen Stücke (dem Hyomandibulare) eine Anzahl von Radien von je einer gemeinsamen Knorpelplatte entspringt, muss hervorgehoben werden, denn er leitet zu Zuständen, in welchen eine Sonderung des Verhaltens der Radien nach beiden Abschnitten des Hyoidbogens sich darstellt. An den Radien des Hyomandibulare zeigt sich die Tendenz einer Verminderung der Anzahl unter Verbreiterung der Fortbestehenden, indess am Hyoidstücke eine größere Gleichartigkeit der Radien sich erhält (Fig. 198 *hr'*). *Dieses entspricht der an beiden Abschnitten des Hyoidbogens sich vollziehenden Sonderung.* An beiden Abschnitten bleiben aber die Radien bei den Haien auch unter der angegebenen Veränderung erhalten (Fig. 198), da beide Abschnitte noch branchiale Bedeutung besitzen, während diese bei den Rochen nur dem Hyoid zukommt. Daher sind die Radien am Hyomandibulare der Rochen verschwunden, und jene des Hyoid verhalten sich gleich wie an den Kiemenbogen. Bei diesen wird ferner das Hyoid zu betrachten sein, indess das Hyomandibulare und seine Abkömmlinge von nun an zum Cranium nähere Beziehungen erhalten.

Über das Kopfskelet der Selachier s. außer ROSENTHAL (op. cit.), MOLIN (op. cit.), JOH. MÜLLER, Myxinoiden. I. C. GEGENBAUR, Untersuchungen. III., auf welche bezüglich alles Näheren verwiesen sei.

§ 108.

Wie bei den Selachiern, erhält sich das knorpelige Kopfskelet auch bei den **Holocephalen** (Fig. 199), bietet aber hier doch bedeutende am Cranium erscheinende Modificationen. Mit dem Cranium der Rochen theilt es die occipitale, durch zwei Gelenkköpfe (*Co*) vermittelte Articulation. In der Labyrinthregion besteht eine bedeutende Knorpelmasse, welche die Bogengänge am Relief erkennen lässt. In der Orbitalregion ist das Cavum cranii basalwärts gedrängt, die Knorpelwand ist geschwunden und wird durch ein membranöses *Septum interorbitale* (*So*) ersetzt, welche Befunde aus Anpassungen an den sehr umfänglichen Augapfel hervorgegangen sein werden. Die Entstehung aus einem selachierähnlichen Cranium bestätigen Andeutungen einer *Rostralbildung*, welche an das dreischenkelige Rostrum mancher Haie erinnert. Aber die Durchbrechung des Rostrums ist in ganz anderer Weise erfolgt, indem es aus einem medianen oberen Schenkel und zwei lateralen unteren sich zusammensetzt (Fig. 199 *R*). Am massiveren vorderen Abschnitte des Craniums erhielt das Palatoquadratum der Selachier mit dem letzteren eine Continuität, ohne Andeutung einer Abgrenzung, so dass hier ein Verschmelzungsprocess vor sich gegangen sein muss, welcher aus einem engeren Anschlusse des Palatoquadratum an das Cranium entsprang. Dieser Umstand selbst wird wohl, wie es bei Cestracion sich zeigt, in der Art des Gebisses ein Causalmoment besitzen, indem der engere Anschluss einerseits aus der mächtigeren Entfaltung der Kiefer entsprang, die den massiveren Zähnen (*d*) sich anpassten, während andererseits die Gebisswirkung eine vollkommenere wird, wenn das Palatoquadratum in größerer Ausdehnung und enger an das Cranium sich anschmiegt. Das Gebiss von Chimaera macht die Fortsetzung des anfänglichen Anschlusses in Concrescenz leicht begreiflich. Durch diese Concrescenz kommt der Unterkiefer mit

Fig. 199.

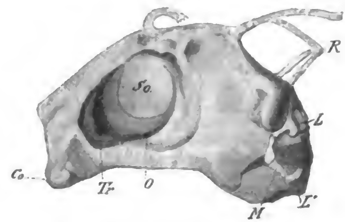
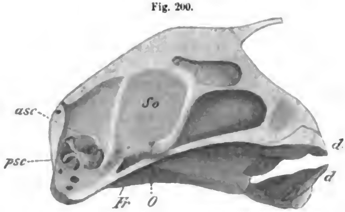


Fig. 200.



Cranium von **Chimaera monstruosa** (Männchen) in seitlicher Ansicht und im Medianschnitt. *Co* Condylus occipitalis. *asc*, *psc* Bogengänge. *So* Septum interorbitale. *d*, *d* Zähne. Andere Bezeichnungen wie früher.

dem Cranium in directe Articulation, wenn auch die betreffende Region aus dem Palatoquadratum hervorging. Auch das Hyomandibulare hat eine Veränderung erfahren, indem es, nicht mehr als Kieferstiel fungirend, nur einen Anhang des mächtigeren Hyoid bildet. An beiden beweist die Übereinstimmung des allgemeinen Verhaltens der Radien mit dem oben für die Haie Geschilderten, das ursprünglich gleiche Verhalten mit jenen. Die neue Beziehung der Kiefer zum Cranium hat das Hyomandibulare in seiner Bedeutung geschwächt, aber es ist weder verloren gegangen, noch ins Cranium mit aufgenommen worden, wie es nach manchen Angaben der Fall sein soll. Jeder Zweifel an der wahren Bedeutung des fraglichen Stückes wird durch dessen Radienbesatz beseitigt.

Das Cranium der Holocephalen ist also durch jene Verbindung etwas Anderes geworden, als bei Selachiern, und bietet auch sonst noch Besonderheiten, so zeigt sich in dem Fehlen der Präfrontallücke ein Fortschritt, während der Stirnanhang, welcher bei Chimaera in die Schnauzenspitze sich fortsetzt und dieser als Stütze dient, von einer knorpeligen *Rostralbildung* abzuleiten ist. Er entspricht dem medianen Theile eines durchbrochenen Rostrums, wie es etwa bei Centrophorus besteht, und hat die Nichtentfaltung der lateralen Theile zur Voraussetzung. Solche finden sich bei Callorhynchus, bei welchem der mediane Rostralknorpel viel weiter herabgerückt ist und von jeder Nasenkapsel noch ein alsbald mit dem anderseitigen sich vereinigender Knorpelstab entspringt, welcher gleichfalls frei ausläuft. Bei einem männlichen Exemplar von Chimaera finde ich die beiden seitlichen Rostralknorpel als feine Stäbchen in distaler Verbindung zugleich mit einem medianen ähnlich feinen, welches von dem starken Rostralknorpel abgezweigt scheint (Fig. 199). Durch die mediane Vereinigung der drei Knorpel bietet Chimaera primitivere Verhältnisse als Callorhynchus. Damit ist der rostrale Stützapparat der Holocephalen, wenn auch nicht direct von dem der Haie ableitbar, doch auf einen jenem ähnlichen zurückzuführen, wobei die Durchbrechung des ursprünglich wie bei vielen Haien compacten Rostrums und das Dorsalwärtsrücken des medianen, terminal frei werdenden Schenkels die Hauptsache bildet.

Auch die *Nasenflügelknorpel* sind mit jenen der Selachier in Verbindung zu bringen und ebenso *labiale Knorpel*, von welchen obere mit dem Eingange der Nasenhöhle ähnliche Beziehungen erlangten wie bei den Rochen.

An dem zweiten Labialknorpel bietet das obere Stück eine Gliederung, während der untere Abschnitt, welcher sich dem Unterkiefer anschließt, mit dem oberen nur durch ein Band zusammenhängt und, ähnlich wie schon bei Scymnus, weit medianwärts sich erstreckt. Klein bei Chimaera, ist dieser Knorpel mächtig bei Callorhynchus ausgebildet, so dass er auch durch mediane Verbindung »einem zweiten Unterkiefer« ähnlich sich darstellt (J. MÜLLER). Ein in Bandmasse gebettetes Knorpelrudiment hinter dem Kiefergelenke ist vielleicht von Radien des Kieferbogens ableitbar (SOLGER) und entspräche damit dem Spritzlochknorpel der Selachier. Als eine besondere Bildung erscheint bei den männlichen Chimären der mit einem Hakenbüschel endende knorpelige Stirnfortsatz.

Über das Kopfskelet der Holocephalen s. J. MÜLLER, Myxinoiden. I. Bezüglich einiger Knorpeltheile an den Kiefern F. SOLGER, Morph. Jahrb. Bd. I. Genaueste Darstellung und Vergleichung: A. A. W. HUBRECHT, Niederländisches Archiv. Bd. III. und Morph. Jahrb. Bd. III., ferner B. VETTER, Untersuch. z. Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. Jen. Zeitschr. Bd. XII.

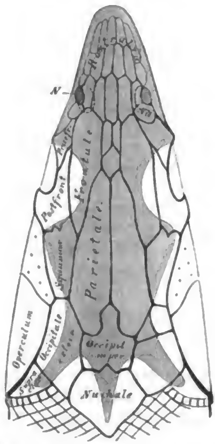
Umbildung des knorpeligen Kopfskelets bei Ganoiden und Knochenfischen.

§ 109.

Die am Knorpelcranium wie an dem dazu gehörigen Visceralskelet erreichte Ausbildung eines Stützapparates liefert die Unterlage für höhere Zustände, welche durch Hartgebilde, knöcherne Theile, erreicht werden. Solche sind längst vorbereitet im Integument der Selachier, wo wir in den »*Placoidschüppchen*« die Anfänge von Organen erkannten, die schon bei den Selachiern größeren Umfang und damit eine erhöhte Bedeutung gewinnen konnten. Bei Ganoiden sahen wir größere Tafeln und Platten aus kleineren hervorgehen und damit ein *Hautskelet* entstanden, welches über den Rumpf, zum Theil auch über Gliedmaßen sich erstreckt, Alles von jenen Bildungen ausgegangen, die wir beim Integument vorführten (vergl. §§ 66—68).

Solchen knöchernen Bildungen begegnen wir auch am Kopfe der *Knorpelganoiden*. Sie bilden hier, bei Acipenser noch streng dem Integument angehörig, eine Decke von Knochenplatten und Tafeln über dem *Primordialcranium* (vergl. Fig. 201), aber auch auf Flächen sich erstreckend, denen die Knorpelunterlage fehlt. Einige der Platten befinden sich an der Grenze des Craniums noch am Rumpfe und vermitteln den Übergang vom Hautskelet des letzteren zu der Knochendecke des Schädels. Den einzelnen Platten kommt eine bestimmte Anordnung zu und sie bewahren bei den verschiedenen Formen die gleiche Lage, allein gegen das Rostrum gehen sie in zahlreiche kleinere Gebilde über, welche, dort die Knochendecke vorstellend, zu den Formationen in höheren Abtheilungen keine directen Beziehungen besitzen. Wir unterscheiden sonach die meist auch durch Größe ausgezeichneten constanten Knochenplatten von den anderen, in denen wir einen Zustand der Indifferenz erblicken können. Wie diese Scheidung zu Stande kam, ist uns unbekannt, da Formen mit dem Beginne der Plattenbildung uns nicht erhalten sind. Da wir jedoch jene Knochenstücke wenigstens bei Knochenganoiden im Dienste der Hautsinnesorgane antreffen, dürfte die Erhaltung, vielleicht auch die Ausbildung der Platten, in dieser Weise zu verstehen sein (s. bei den Sinnesorganen).

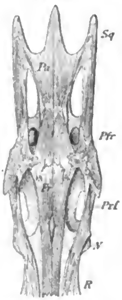
Fig. 201.



Kopf von Acipenser sturio von oben mit den Knochenplatten, durch welche das Knorpelcranium schraffirt durchscheinend dargestellt ist.

Es ist von großem Interesse, dass schon bei nahe verwandten Formen, wie bei Spatularia, eine nicht unbedeutende Veränderung an jenen Platten erfolgt ist, welche den schweren Hautpanzer der Störe in leichterer Gestaltung zeigt und zugleich in dem Gefüge der Knochen ein in den höheren Abtheilungen wiederkehrendes Verhalten nicht verkennen lässt. Zwei ansehnliche Knochen, welche hinten noch eine mediane Leiste des Knorpelcraniums überlagern und vorn mit Zackennaht in andere eingreifen, müssen als *Parietalia* bezeichnet werden (*Pa*). Vor ihnen befinden sich die aufs Rostrum sich erstreckenden *Frontalia*, deren vorderes Ende an ein Paar andere, in der nebenstehenden Figur, wie das Rostrum selbst, nicht dargestellte Knochen grenzt. Lateral vom Parietale ist hinten das *Squamosum* (*Sq*) vorhanden, welches sich mit einer Knochenbrücke bis zum Postorbitalfortsatze des Knorpelcraniums ausdehnt und ebenda mit einem sowohl an Parietale als an Frontale angeschlossenen *Postfrontale* (*Pfr*) zusammenstößt. Auch mit einem über die Orbita zur Nasengrube ausgedehnten Knochen, welcher wahrscheinlich als *Praefrontale* (*Prf*) aufzufassen ist, besteht Anschluss. Damit ist schon im Bereiche der Knorpelganoiden eine Summe von Deckknochen des Craniums in Sonderung gelangt, die sich zwar bei Spatularia noch wie bei Acipenser in eine größere Zahl indifferenterer Stücke auf das bedeutend verlängerte Rostrum fortsetzen, allein gegen den Rumpf um so schärfer sich absetzen, als an demselben die Panzerung rudimentär geworden ist. Bei Acipenser schließen hier noch einige Stücke an.

Fig. 202.

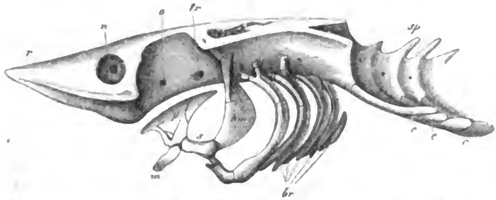


Schädel von Spatularia folium von oben. Vom Rostrum ist nur der Anfang *R* dargestellt. *Pa* Parietale. *Fr* Frontale. *Sq* Squamosum. *Pfr* Postfrontale. *Prf* Praefrontale. *N* Nasengrube.

Das unter diesen »*Deckknochen*« geborgene Knorpelcranium zeigt sich in massiver Gestaltung, in der ethmoidalen Region besonders umfänglich und in ein mächtiges Rostrum verlängert (Fig. 203 *r*). Die Chorda setzt sich schlanker gestaltet in den hinteren basalen Abschnitt fort. Occipital ist ihm noch ein Abschnitt der Wirbelsäule direct angeschlossen, so dass nur durch die Vergleichung mit den Nerven eine Feststellung der Grenze möglich ist. Daraus geht aber auch hervor, dass die bei Selachiern dargestellten Verhältnisse auch hier den Ausgangspunkt abgeben können. Außer den mit dem Integument verbundenen Knochen finden sich aber noch andere, und von solchen ist ein die Basis cranii bedeckender von besonderer Wichtigkeit. Er wird als *Parasphenoid* bezeichnet und erstreckt sich längs der Ausdehnung des Craniums, einfacher bei Spatularia, bei Acipenser dagegen vorn in den Knorpel eingesenkt, indem hier der Knorpel ihn überwächst. Nach hinten ist die Ausdehnung bis unter den mit dem Cranium verschmolzenen Abschnitt der Wirbelsäule, so dass vielleicht diese Ausdehnung jenen Anschluss bewirkt hat. Lateral ist er gegen den Postorbitalpfeiler des Knorpelcraniums fortgesetzt. Das Vorderende des Parasphenoid ist von einem gegen das Rostrum sich erstreckenden ähnlichen Knochen überlagert, dem *Vomer*, und diese Stelle ist es,

wo Knorpel beide auch ventral überdeckt. Die Entstehung dieser beiden Knochen ist nicht mehr direct zu erkennen, wie ja für die Sturionen, nach Ausweis vieler Organisationsverhältnisse, trotz dem erhaltenen Knorpelcranium eine bereits weite

Fig. 203.



Kopfskelet von Acipenser sturio nach Entfernung der Deckknochen. *r* Rostrum. *n* Nasenhöhle. *o* Opticusaustrittsstelle. *tr* Trigeminusaustrittsstelle. *sp* Dornfortsätze des vorderen mit dem Cranium verschmolzenen Abschnittes der Wirbelsäule. *p* Palatoquadratstück. *m* Mandibel. *Hm* Hyomandibulare. *s* Symplecticum. *br* Kiemenbogen. *c* Rippen.

Entfernung von den Selachiern besteht. Aber wir dürfen hier, die anderwärts gemachte Erfahrung verwerthend, welche uns von der Mundschleimhaut ausgehende Knochenbildung am Cranium kennen lehrt, Parasphenoid und Vomer von daher entstanden betrachten. Auch an den seitlichen Regionen des Primordialcraniums treten manche Knochenbildungen auf *als Anfänge bei den Knochenganoiden und Teleostei typisch gewordener Theile des Kopfskelets* (W. K. PARKER).

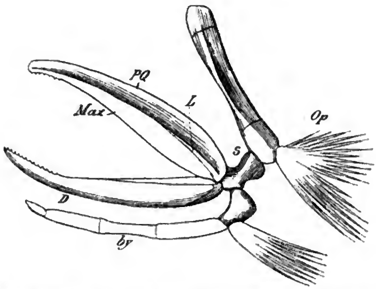
Am *Visceralskelet* sind nicht minder bedeutende Veränderungen zu verzeichnen, außer der auch hier vor sich gegangenen periostalen Ossification. In der Anlage sind noch deutlich mit den Haien übereinstimmende Verhältnisse wahrnehmbar (SALENSKY), die allmählich anderen Zuständen weichen, auch in der Volumsminderung der Kiefer, welche von einer Rückbildung des Gebisses begleitet wird. Das Hyomandibulare bildet die einzige Verbindung des Kieferapparates mit dem Cranium. Es hat ein Skeletstück gesondert, welches wir in dem bei Selachiern entstandenen Fortsatze erkennen, der den Kiefern sich verbindet, und diesem Stücke (*Symplecticum*) schließen sich auch hier distal die Kiefer an, sowie proximal das Hyoid. An das Hyomandibulare schließt sich vom Integument her eine Knochenplatte als *Operculum* an, den Kiemendeckel stützend, wie die knorpeligen Radien des Hyomandibulare der Selachier.

An den Kiefern ist das Palatoquadratum mit dem anderseitigen wie bei Selachiern median verbunden, aber in relativ sehr bedeutendem Umfange (Fig. 203).

Der ganze Apparat ist frei beweglich bei den Stören, während er bei den Spatularien mit der hier sehr losen Verbindungsstelle der Palatoquadrata an die Basis cranii befestigt ist. Das entspricht zugleich der bedeutenden Verschiedenheit, welche jene Theile in beiden Abtheilungen der Knorpelganoiden darbieten, indem sie bei Spatularia in die Länge gezogen, bei Acipenseriden verkürzt und dabei in der Quere verbreitert sind.

An diesen Theilen haben Knochen als deckende Lamellen Platz gegriffen, *welche als erste Zustände für die höheren Abtheilungen bedeutungsvoll werden.* Wir betrachten sie bei Spatularia, wo ihre Verhältnisse offener als bei den Stören liegen.

Fig. 204.



Visceralskelet von Spatularia. *S* Symplecticum. *Op* Operculum. *L* Lücke zwischen *PQ* Palatoquadratum und *Max* Maxillare mit der Knorpellamelle. *D* Dentale des Unterkiefers. *hy* Hyoid.

An der Außenseite des Palatoquadratum (Fig. 204) befindet sich eine dessen ganze Länge einnehmende Knochenplatte, welche vorn eine Reihe von Zähnchen trägt, aber nicht direct dem Palatoquadratknorpel aufliegt, vielmehr einer dünnen, vorn und hinten mit dem Palatoquadratknorpel zusammenhängenden Knorpellamelle. Zwischen beiden Knorpeln erstreckt sich der M. adductor mandibulae zum Unterkiefer. Es besteht also hier *vor* dem Palatoquadratum noch eine Knorpelbildung (*L*). Sie ward als »Auswuchs« des letzteren beschrieben (VAN WIJHE). Da sie aber dem Knochen, so weit dieser vom Palatoquadratum sich abhebt, verbunden ist, müsste der Adductor mandibulae dieses durchbrochen haben, um zu seiner Insertion zu gelangen. Da diese Annahme zurückzuweisen ist, muss für den äußeren Knorpel eine andere Deutnng gesucht werden. Sie ergiebt sich aus der *Ableitung des Knorpels von einem Labialknorpel*, der sich dem Palatoquadratum streckenweise angeschlossen hat. Der zweite obere Labialknorpel der Selachier kehrt hier in theilweisem Anschlusse ans Palatoquadratum wieder und blieb da frei, wo unter ihm der Adductor mandibulae verlief. Die auf dem Knorpel entstandene Knochenplatte ist das *Maxillare.* Die erste *Entstehung dieses Knochens ist also* nach dieser Deutung *an einen Labialknorpel geknüpft.* An der Innenseite des Palatoquadratknorpels erscheint ein längerer Knochen, nahe an der Articulationsstelle beginnend, als *Pterygoid*, und ein ihm vorn angereihtes kleineres Stück stellt das *Palatinum* vor, welches Zähne trägt. Es soll auch mit dem ersteren verschmolzen vorkommen.

Auch am knorpeligen *Unterkiefer* ist an der Außenfläche ein knöchernes Belegstück mit Zähnen ausgestattet aufgetreten, das *Dentale* (Fig. 204), und ein zweites kleineres, welches in anderen Fällen zu fehlen scheint, finde ich an der hinteren Hälfte nahe am oberen Rande.

Bei den Acipenseriden sind diese Verhältnisse bedeutend modificirt, aber noch völlig von den bei Spatularia gegebenen Befunden ableitbar, sie erscheinen

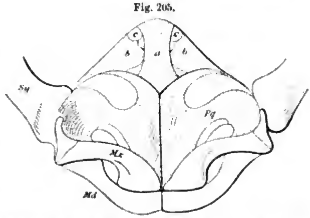
jedoch, besonders am Oberkieferapparat, in einer von den höheren Zuständen divergenten Richtung.

Für die *Knochenbedeckung des Craniums* haben sich zwei Wege dargestellt, der eine führt direct vom Integument her und verbreitet sich auf der Oberfläche, der andere, indirect vom Integument her in der Mundhöhle sich vertheilend, hat an der Basis cranii zur Knochenentfaltung geführt. Während die oberflächlichen Knochentafeln in ihrer Ableitung von Hautknochen klar liegen, sind es die beiden basalen nicht mehr. Man hat sich aber zu erinnern, *dass bei Selachiern* (Haien) *in der gesammten Mund- oder Kopfdarmhöhle eine Verbreitung von Placoidgebilden besteht*, die als die Quelle solch tiefer auftretender Ossificationen am Cranium gelten müssen, wie sie es auch für die meisten des Visceralskelets sind. Dass von diesem Processe ontogenetisch sich nichts mehr erhalten hat, beweist nichts gegen sein Bestehen, nachdem die Bedeutung der Placoidorgane im Integument erwiesen ist und wir ein ganz bedeutendes Stück des Vorganges selbst noch in einer höheren Abtheilung in ontogenetischem Vollzuge antreffen (Amphibien).

Von großer Wichtigkeit sind die oben als *Anfänge cranialer Knochen* bezeichneten Lamellen, die an bestimmten Örtlichkeiten auftreten. Sie erscheinen erst im späteren Alter des Thieres und bilden dadurch einen während des Lebens stattgefundenen Erwerb, der aus mehr indifferenten Zuständen sich ausbildet. Die unregelmäßige Abgrenzung dieser Knochen, ihr asymmetrisches Verhalten (auf einer Schädelhälfte können sie sogar fehlen, indess sie an der anderen vorhanden sind), all dieses lässt sie als noch nicht zu der Bedeutung gelangt erkennen, die ihnen bei ihrer in höheren Abtheilungen ausgeführten Weiterbildung zukommt. Auch W. K. PARKER fasst sie so richtig auf. *Es sind entstehende Organe,* welche noch auf demselben phylogenetischen Wege sich finden, welchen alle durchliefen, und die gerade desshalb, weil sie vom Ziele noch weit entfernt sind, es auch beim Stör nie erreichen, von höchster Bedeutung für die Erkenntnis und das Verständnis des phyletischen Processes sind.

An dem *Kiefergaumenapparat* verdient die unvollkommen periostale Ossification des Hyomandibulare Beachtung. Große Endabschnitte entbehren des Knochenbelegs (Fig. 203 *hm*), und so giebt sich auch hier ein nur theilweises Fortschreiten zu erkennen. Die hinter dem großentheils knöchernen Palatoquadratum befindliche Knorpelplatte baut sich nach PARKER aus einzelnen Knorpelstücken auf, von denen ein medianes und zwei laterale die bedeutendsten sind (Fig. 205 *a*, *b*, *c*). Ihre Bedeutung ist dunkel. Die Ossification des Palatoquadratum beginnt nach PARKER am vorderen Rande mit zwei Knochenbelegstücken, davon er willkürlich das laterale als *Palatinum*, das mediale als *Mesopterygoid* bezeichnet. Da das erstere einem hinteren, das letztere einem ursprünglich vorderen Abschnitte des Palatoquadratum entspricht, ist die Bezeichnung umzukehren.

Fig. 205.



Kieferapparat von Acipenser sturio von vorn und oben. *a*, *b*, *c* kleine, wohl von dem Palatoquadratum abgelöste Knorpelstücke. *Md* Unterkiefer. Andere Bezeichnungen wie früher.

Der dem *Maxillare* von *Spatularia* angeschlossene Knorpel geht in eine dünne Knorpelplatte über, welche nach vorn zu, von da an, wo das Maxillare dem Palatoquadratum aufzuliegen scheint, in eine bindegewebige, mit dem Perichondrium des

letzteren verschmolzene Membran sich fortsetzt. Während das Maxillare dem erstgenannten Knorpel direct aufliegt, ist es vom Palatoquadratum durch eine starke Bindegewebslage getrennt, zeigt also ein verschiedenes Verhalten je nach der Bedeutung der Knorpelunterlage: nähere Beziehung zu dem Knorpel, den ich als mit dem Palatoquadratum verschmolzenen Labialknorpel ansehe, entferntere Beziehung zu dem ihm ursprünglich fremden Palatoquadratum. Jedenfalls ist der Knorpel der ältere Skelettheil, dessen Entstehung durch Auswachsen vom Palatoquadratum gleichfalls nur eine Annahme ist, die aber nicht auf analoge Fälle sich stützen kann. Auch bleibt bei dieser Annahme ganz unverständlich, welche Rolle die sehr dünne Fortsetzung des »Auswuchses«, das Maxillare begleitend, spielen soll, da sie demselben doch keine Stütze abgeben kann, die sie vielmehr von ihm empfängt.

Über das Kopfskelet der Knorpelganoiden s. außer JOH. MÜLLER (Myxinoiden. I.) und den beim Skeletsystem im Allgemeinen citirten Schriften: J. W. VAN WIJHE, Über das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Niederländ. Archiv f. Zoologie. Bd. V. W. K. PARKER, Development of the Skull in Sturgeons Philos. Transact. Vol. 173. P. I. 1882. E. A. GÖLDI, Kopfskelet und Schultergürtel von Loricaria cataphracta, Balistes capriscus und Acipenser ruthenus. Jen. Zeitschr. Bd. XVII.

§ 110.

Die am Knorpelcranium aufgetretene Knochenentfaltung hatte bei den Knorpelganoiden keine wesentliche Veränderung des ersteren hervorgerufen. Eine solche erscheint erst bei den Knochenganoiden und setzt sich von da zu den Teleostei fort. Bei beiden dauert aber im Wesentlichen die von den Selachiern aus Anpassungen des Knorpelcraniums erworbene Gestaltung, auch am knöchernen Cranium, da ihm das knorpelige zu Grunde liegt. Ein bedeutender Theil dieses Craniums bleibt unter den Ganoiden bei Amia erhalten, unter den Teleostei z. B. bei Salmo und Esox. Die Rückbildung scheint in der Decke der Schädelhöhle zu beginnen. Von anderen Regionen erhalten sich aber mehr oder minder umfängliche Reste, die ansehnlichsten, auch im ganzen Wirbelthierstamme persistirenden, in der Ethmoidalregion.

Die am Primordialcranium auftretenden Rückbildungen sind zum großen Theile durch Ossificationen bedingt, welche an ihm Platz greifen. Knöcherne, ihre Function als Stütz- und Schutzorgane besser erfüllende Theile als der Knorpel, treten an des letzteren Stelle, und die Ausbildung dieser mit dem Knorpelcranium in Verbindung stehenden Knochen erklärt die Rückbildung des Knorpelgewebes. Ein höherer, vollkommenerer Zustand hat den niederen verdrängt. Dieser Vorgang erfolgt auf eine doppelte Art. Einmal mittels der Überlagerung des Knorpels durch den Knochen, auf welchen die Stützfunction übergeht, während der Knorpel schwindet, ein anderes Mal geschieht eine Umwachsung des Knorpels durch eine Knochenlamelle, welche dasselbe zur Folge hat. Beide Zustände sind dadurch enger verknüpft, dass von ihnen aus ein Eindringen der Verknöcherung in den Knorpel stattfinden und eine Zerstörung des Knorpels herbeiführen kann (vergl. § 82).

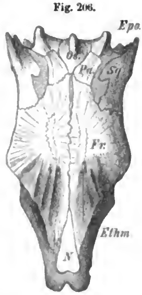
Wie mit dem Knorpelcranium, so treten auch mit den Knorpelstücken des Visceralskelets knöcherne Theile in Verbindung, wie wir es theilweise schon bei

den Stören sahen, so dass allmählich das gesammte Kopfskelet aus dem knorpeligen Zustande in den knöchernen übergeführt wird.

Von den im Integument des Craniums entstandenen Knochengebilden bleibt ein Theil in seinen ursprünglichen Verhältnissen, in so fern er stets bloße Deckknochen vorstellt, jenen Zustand, in welchem alle bei den Knorpelganoiden erscheinen. Ein anderer Theil zeigt diesen Befund nicht mehr allgemein, die Knochen sind in einzelnen Fällen mit dem Knorpelcranium in die erwähnte enge Verbindung getreten, die sie nicht mehr als Deckknochen betrachten lässt. Bei manchen dieser Knochen wird das sogar zur Regel.

Wir bestimmen die Knochen im Anschluss an die Regionen des Craniums, denen sie zugetheilt sind. Ihre Ausdehnung ist aber bedeutendem Wechsel unterworfen, und dieser beeinflusst auch die Nachbarschaft. Es waltet auch hier der Kampf ums Dasein, welcher die Ausbildung des einen an die Rückbildung anderer knüpft, und Theile verschwinden lässt, welche vorher ausgebildet bestanden. Wir treffen also hier sehr mannigfaltige Zustände an, und nicht immer lässt sich der Skelettheil sicher bestimmen. Dieses Schwanken sowohl in der Zahl als auch in der Beschaffenheit der Knochen, in ihrer räumlichen Ausdehnung und Beziehung zum Knorpelcranium, bekundet den niederen Zustand, welcher in dem Processe der knöchernen Umbildung des Craniums obwaltet. Am Dache begegnen wir den unter den Knorpelganoiden am meisten bei Spatularia gesondert auftretenden Theilen. Zunächst der Hinterhauptregion liegen am Schädeldache zwei *Parietalia* (Fig. 207, 7), die zuweilen durch einen vorderen Fortsatz des Occipitale superius (3) von einander getrennt sind. Vor ihnen trifft man die meist sehr ansehnlichen *Frontalia* (Fig. 206), häufig durch ein Frontale principale (11) vertreten (Gadiden, Fig. 207). Seitlich davon erstrecken sich die beiden *Postfrontalia* (12) bis zu dem seitlich und hinten vorspringenden *Squamosum*, welches häufig sich inniger mit dem Primordialcranium verbindet, und nehmen an der Gelenkverbindung (Fig. 209 *gl*) für das Hyomandibulare Theil, wenn diese nicht von einer Strecke des Knorpelcraniums geboten wird. Wenn bei den Teleostei in der Anordnung dieser Knochen manche Verschiedenheiten sich geltend machen, so tritt doch in der Hauptsache eine Übereinstimmung hervor, die bei Ganoiden noch nicht allgemein ist.

Fig. 206.



Schädel von Salmo salar von oben. Bezeichnung wie Fig. 201.

Fig. 207.



Schädel eines Gadus von oben. 3 Occipitale superius. 4 Epioticum. 6 Squamosum. 7 Parietale. 11 Frontale principale. 12 Frontale posterius 14 Praefrontale. 16 Ethmoidale.

In der Ethmoidalregion finden sich kleinere Deckknochen als *Nasalia* in sehr

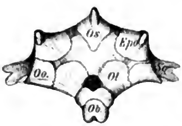
verschiedenen Verhältnissen und in der vorderen Orbitalregion nimmt das *Praefrontale* meist einen lateralen Vorsprung ein, und theilt häufig mit dem Postfrontale die für das Squamosum angeführten Beziehungen zum Primordialcranium.

An der Basis cranii begegnet man vor Allem dem mächtigen *Parasphenoid*, welches häufig durch Zahnbesatz seine Genese bekundet. Es erstreckt sich bis in die Hinterhauptsregion, und schickt, wie schon bei Stören, laterale Fortsätze wie Strebepfeiler zur Seitenwand des Craniums gegen die Postfrontalia. Diese Fortsätze finden sich bei manchen nur angedeutet (kaum erkennbar bei Cyprinoiden). Vorn wird eine Strecke des Parasphenoid von dem bei Amia paarigen, bei Teleostei unpaarigen *Vomer* überlagert, welcher gleichfalls häufig Zähne trägt.

Zu diesen schon bei den Knorpelganoiden gesonderten Bestandtheilen des knöchernen Schädels treten noch andere, von denen die an der lateralen Wand des Craniums erscheinenden bei den Stören in Vorbereitung erschienen. In der Occipitalregion tritt bei Teleostei gegen das Schädeldach das *Occipitale superius* hervor, und scheint dadurch aus einem Bestandtheile jenes Knochencomplexes ableitbar, welchen wir unmittelbar aus Integumentknochen bei den Stören hervorgehen sahen. Allein die nähere Prüfung führt zu einem anderen Ergebnisse.

Bei den Knorpelganoiden findet sich zwar an der Stelle des Occipitale superius im Integument gleichfalls eine Knochenplatte vor (Fig. 201), aber bei allen Knochenganoiden fehlt sie und es ist auch im Integument nichts hierher Beziehbares vorhanden. Bei *Amia* zeigt sich der Weg, der zur Entstehung des Occipitale superius führt. Die beiden hier der Occipitalregion angefügten oberen Bogen von Wirbeln (s. unten) besitzen ossificirte, d. h. von knöcherner Scheide umgebene Dornfortsätze, die bei älteren Exemplaren zu einer dünnen verticalen Knochenlamelle verschmolzen sind. Diese liegt in dem medianen Bindegewebsblatte, welches sich auch zum Cranium erstreckt, und hier an einem Vorsprunge sich befestigt. Da nun von den bei Amia durch die Occipitalbogen ausgesprochenen Wirbeln bei Teleostei mindestens einer ins Cranium übergegangen ist, darf man annehmen, dass auch die im Beginne befindliche Ossification von dessen Dornfortsatz daselbst Anschluss fand, und unter allmählicher Ausbildung sich zu einem typischen Bestandtheile der Occipitalregion der *Teleostei* gestaltete (SAGEMEHL). Da wir aber auch die Ossificationen der Dornfortsätze der Wirbelsäule vom Integument ableiteten, wäre jener knöcherne Bestandtheil auf einem Umwege ins Cranium gelangt.

Fig. 208.

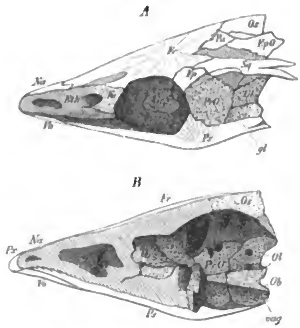


Cranium von Salmo salar von hinten gesehen. *Ob* Occipitale basilare. *Ol* Occipitale laterale. *Os* Occipitale superius. *Epo* Epioticum (Occipitale externum). *Oo* Opisthoticum. *Sq* Squamosum.

In unmittelbarer Fortsetzung der Wirbelkörper findet sich das *Occipitale basilare* (Fig. 209 *B, Ob*). Es besitzt eine mit der Chorda gefüllte hintere Concavität, die der vorderen Concavität des ersten Wirbelkörpers entspricht. Seitlich schließen sich die *Occipitalia lateralia* (*Ol*) an, welche immer den größten Theil des Hinter-

hauptloches, zuweilen es auch völlig umgrenzen. In diesem Falle kann, wie oben bemerkt, auch ein oberes Abschlussstück fehlen (Knochenganoiden), oder wenn es vorhanden, erreicht es nicht das Foramen occipitale. Es ist das bezüglich seiner Phylogenese schon oben beurtheilte Stück.

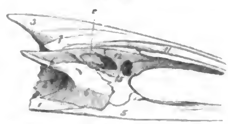
Fig. 209.



Cranium von **Salmo salar**. *A* seitliche Ansicht. *B* senkrechter Medianschnitt. Die knorpeligen Theile sind schraffirt, die aus dem Primordialcranium entstandenen Knochen punktirt dargestellt. *Ob* Occipitale basilare. *Ol* Occ. laterale. *Os* Occ. superius. *Sq* Squamosum. *EpO* Occip. ext. *PrO* Petrosum. *Sb* Sphenoidale basilare. *Als* Alisphenoid. *OrS* Orbitosphenoid. *Fa* Frontale anterius. *Fp* Frontale posterius. *Fr* Frontale. *Na* Nasale. *Ps* Parasphenoid. *Vo* Vomer. *Px* Praemaxillare. *gl* Gelenkfläche für das Hyomandibulare. *Eth* Ethmoidalknorpel. *vag* Austrittsöffnung des Nervus vagus.

Dem Occipitale superius kommt zuweilen ein bedeutender Antheil an der Bedeckung des Craniums zu. So erstreckt es sich bis zu den Frontalia (vergl. Fig. 206) und hat die Parietalia entweder verdrängt oder in sich aufgenommen (Siluroiden) oder es bildet sogar die gesammte Decke des Cavum cranii (Thymnus). An die Occipitalregion schließen sich sehr häufig deutlich erkennbar einige Wirbel an (3 bei Amia, 1 bei Lepidosteus und manchen Teleostei), deren Bogen discret bleiben, während die Körper in das verlängerte Occipitale basilare aufgegangen scheinen. Zuweilen ist aber ein solcher Wirbelkörper noch selbständig (Gadus). In diesem Verhalten besteht der Schein einer Fortsetzung der bei manchen Selachiern getroffenen Zustände. Bei der selbst bis auf den Bandapparat mit der übrigen Wirbelsäule gleichartigen Differenzirung dürfte aber eine neue Erscheinung gegeben sein (s. darüber beim Nervensystem).

Fig. 210.



Hinterer Abschnitt eines Craniums von **Gadus** (seitliche Ansicht). *1* Occipitale basilare. *2* Occ. laterale. *3* Occ. superius. *5* Parasphenoid. *6* Opisthoticum. *6'* Squamosum. *7* Epioticum. *15* Prooticum. *12* Postfrontale. *11* Frontale. *c* Gelenkfläche für das Hyomandibulare.

In der Labyrinthregion bestehen mehrere, zum Theil die häutigen Bogengänge des Labyrinths aufnehmende Knochen. Sie wurden als »Otica« bezeichnet (Huxley). Das Labyrinth hält sich aber nicht streng an jene Theile, und kann auch zu anderen Knochen sich ausdehnen, oder es ist der eine oder der andere jener Knochen an der Labyrinthumschließung unbetheiligt. Diese Beziehungen bewahrt am beständigsten und wird damit zum wichtigsten Element das *Petrosum* (*Prooticum*). Es enthält die Durchtrittsstellen für den Nervus trigeminus, oder begrenzt sie doch von hinten her, reicht

bis zu dem Basaltheile des Schädels und kann sich da auch mit dem anderseitigen innerhalb der Schädelhöhle verbinden. Ein zweites Stück bildet das *Occipitale externum, Exoccipitale* (*Epioticum*), welches oben an die Occipitalia lateralia angeschlossen, meist einen Schädelvorsprung vorstellt. Ein drittes, *Opisthoticum* (*Intercalare*) (Fig. 208 *Oo*), liegt meist seitlich vor dem Occipitale laterale, und erscheint außerordentlich variabel (Fig. 210, *6*). Dieses bei Gadus sehr mächtige Stück besitzt in den meisten Fällen keine Beziehungen zum Labyrinth, sowie letzteres auch sehr häufig noch andere Knochen in Anspruch nimmt, z. B. die Occipitalia lat. *Die Ausdehnung des Labyrinthes ist also nicht an bestimmte Knochen geknüpft.* Auch Knorpelreste bleiben in der Labyrinthregion erhalten. Endlich gehört dieser Region noch ein äußeres Belegstück des Primordialcraniums an, das schon oben betrachtete *Squamosum*. Es ist an der Articulationsstelle des Hyomandibulare betheiligt und entsendet in der Regel einen nach hinten und seitlich ausgezogenen Fortsatz (Figg. 208, 209 *A, Sq*, 210, *6'*).

An dem folgenden Abschnitte sind in der Ausbildung der Knochen bedeutende Verschiedenheiten bemerkbar im Zusammenhang mit dem Verhalten der Schädelhöhle. Erstreckt sich der Raum der Schädelhöhle weit nach vorn, so entspricht dem eine größere Vollständigkeit der Wandung des Primordialcraniums, während eine Reduction jenes Raumes eine Verkümmerung seiner Wandung und theilweise Substitution derselben durch membranöse Gebilde hervorruft. So findet sich in vielen Fällen ein membranöses Septum interorbitale oder es bestehen Rudimente von Knochen, die bei andern ausgebildet sind.

Seitlich und hinten erscheint das *Ali-Sphenoid* (Sphenoidale laterale posterius), vorn das *Orbito-Sphenoid* (Sphen. later. anter.). Bei Amia sind letztere, wie auch bei manchen Teleostei, von einander getrennt, während bei Anderen die beiderseitigen Stücke am Boden der Schädelhöhle zusammentreten, endlich sogar zu einem Stücke verschmelzen, oder rudimentär werden. An der Basis dieses Abschnittes liegt ein aus dem Knorpel des Primordialcraniums hervorgegangenes *Basisphenoid* als ein meist unansehnlicher Knochen, der oben mit dem Alisphenoid in Verbindung steht. Eine bedeutende Veränderung erfährt diese Region dabei, indem die Ursprünge gerader Augenmuskeln an der Orbitalwand sich in den Schädel einsenken und Theile des letzteren zum Schwunde bringen oder auch verdrängen. Beim Bestehen eines solchen die Schädelbasis von der Orbita her schräg nach hinten durchsetzenden *Augenmuskelcanals* bildet das Basisphenoid einen Pfeiler zwischen den beiderseitigen Canälen. Nicht selten scheint es ganz zu fehlen.

In der Ethmoidalregion (Fig. 207) endlich besteht ein mittleres Stück, das *Ethmoidale medium* (*16*), und zwei ihm angeschlossene *Ethmoidalia lateralia* (*14*) (Frontalia anteriora, Cuvier). Letztere bilden die Unterlage der Nasenkapseln und werden vom Riechnerv durchsetzt. Häufig erhält sich das Mittelstück der Ethmoidalia knorpelig. Auch manche andere Modificationen bestehen und bei der Inbetrachtnahme einer größeren Anzahl von Formen ist die sichere Bestimmung der Knochen nicht so leicht ausführbar, wie sie beim Ausgange von nur einer oder der anderen Gattung scheinen möchte. Eine Übersicht über sämmtliche fehlt noch.

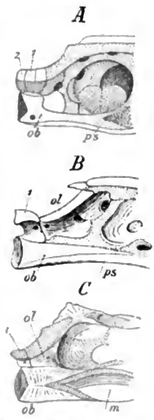
An den in das Schädeldach eingehenden Knochen ist durch die Vergleichung der verschiedenen Zustände der Weg, auf dem sich der allmähliche Anschluss ans Knorpelcranium vollzieht, aufs klarste zu erkennen. Bei vielen erhält sich die primitive, oberflächliche Lage im Integument, dessen Epidermis die Knochen überkleidet, wo sie nicht an Vorsprüngen mechanisch sich entfernt hatte. Durch die Einbettung von Strecken des Canalsystems dermaler Sinnesapparate in jene Knochen wird ihre Bedeutung als Hautknochen erhärtet. Bei manchen derselben besteht zudem noch eine sie vom Cranium trennende Gewebsschicht. Die Knochenganoiden liefern Beispiele, auch manche Teleostei. In anderen Fällen, z. B. bei den echten Characinen, bedeckt auch eine Cutisschicht die Knochenplatten, die sich damit als tiefer in die Haut eingesenkt darstellen, und indem jene Schicht an Mächtigkeit wächst, kommen die Knochen nach und nach *unter* das Integument zu liegen. Das letztere emancipirt sich von seinen ans Cranium abgegebenen Bestandtheilen in vielen Fällen sogar so sehr, dass die im übrigen Integument herrschende Schuppenbildung sich auch auf den Kopf erstreckt, an welchem dann zwei Generationen integumentaler Hartgebilde über einander lagern: die aus dem Integumentverbande getretenen »Deckknochen« des Craniums und die vom Rumpfe her eingewanderte Beschuppung. Dieser Vorgang zeigt sich nicht jeweils für alle Knochen gleichmäßig und trifft auch den einzelnen Knochen nicht in seiner ganzen Ausdehnung, sondern geht von dessen Rändern aus. Von da wird der Knochen allmählich vom Integument überwachsen, wie an einzelnen Knochen von Lepidosteus und Amia, ebenso bei vielen Siluroiden ersichtlich ist (SAGEMEHL).

Die Fortsetzung des Craniums in die Wirbelsäule, wie wir sie bei Haien und Knorpelganoiden antrafen, hat bei Knochenganoiden und Teleostei sich in bestimmtere Erscheinungsformen geprägt, indem concrete Wirbel dabei in Betracht kommen. Es sind aber mehr die Bogenstücke, um die es sich handelt und die dem verlängerten Occipitale basilare aufsitzen, wie in Fig. 211 zu ersehen ist.

Dem *Wirbelanschluss ans Cranium* correspondirt auch das Verhalten der Nerven, welches sehr mannigfaltige Zustände bietet und auch Reductionen im Gefolge hat, durch welche der betreffende Nerv mehr oder minder seine selbständige Austrittsstelle einbüßen kann (Gadiden).

Zu den durch die Aufnahme von Wirbeln in der *Occipitalregion* entstandenen Veränderungen muss auch die oft sehr ansehnliche Durchbrechung des Occipitale laterale der *Cyprinoiden* gezählt werden, welche seitlich vom Foramen occipitale sich findet. Diese *Fenestra occipitalis* ist aus der Austrittsstelle eines occipitalen Nerven hervorgegangen, welche bereits bei Characiniden den Beginn einer Fensterbildung erkennen lässt. Wenn darin die morphologische Bedeutung jener Öffnung zu sehen ist, so ergiebt sich die physiologische in einer anderen Richtung. Die Öffnung dient einer Communication zwischen dem Subduralraum der Schädelhöhle und dem mit lymphatischer Flüssigkeit gefüllten Sacke (Saccus paravertebralis), welcher die Knöchelchen des WEBER'schen Apparates umfasst. Die mechanischen Verhältnisse dieses Apparates lassen nach SAGEMEHL die Occipitallöcher der Cyprinoiden als eine Art von Sicherheitsventil betrachten,

Fig. 211.



Medianschnitt durch die Occipitalregion von *A* Amia, *B* Lepidosteus, *C* Esox. *m* Augenmuskelcanal. *ps* Parasphenoid. *ob* Occip. bas. *ol* Occip. lat. *1*, *2* Wirbelbogen.

durch welches das Gehirn gegen Druck geschützt wird. Wenn sie bei den anderen, mit dem WEBER'schen Apparate ausgestatteten Physostomenfamilien nicht ausgebildet sind, so steht das mit der hier bei der minderen Excursionsgröße der Bewegung des Apparates viel geringeren Druckschwankung der Endolymphe in Zusammenhang (s. beim Gehörorgan).

Eine Anpassung besonderer Art ergiebt sich gleichfalls bei den Cyprinoiden am *Occipitale basilare*. Dieses bildet einen bei den meisten Gattungen mächtigen, nach hinten und abwärts gerichteten *Processus pharyngealis*, welcher median von der Aorta durchbohrt wird. Bei Characiniden zieht von der Schädelbasis ein starkes Band, mit zwei Schenkeln die Aorta umfassend, zur Schwimmblase, bei Citharinus sogar, allerdings vom Parasphenoid aus, theilweise ossificirt. Bei den Cyprinoiden erfolgt die Verknöcherung vom Occipitale basilare aus. Ein Schutz für die Aorta erscheint als erste Leistung der Einrichtung, unter den Cyprinoiden bei Acanthophthalmus, Cobitis u. a. im einfachsten Befunde. Bei anderen weiter sich ausdehnend, dient sie den am 5. Kiemenbogen so mächtig entfalteten Zähnen (Schlundzähnen) als Widerlager, nachdem die Epibranchialia der vorhergehenden Kiemenbogen durch Entfaltung des sogenannten »contractilen Gaumenorgans« (s. Darmsystem) dieser Leistung entzogen sind. In Folge der Beziehung zu den Schlundzähnen bildet der Pharyngealfortsatz eine flache, pfannenförmige Verbreiterung, welche eine aus dem Schleimhautüberzuge entstandene feste Platte aufnimmt.

§ 111.

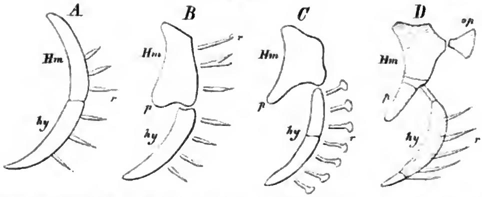
Die bei den Selachiern aufgetretene Differenzirung der beiden ersten Visceralbogen ist bei den Knochenganoiden und Teleostei bereits in der ersten ontogenetischen Erscheinung jener Knorpeltheile gegeben und bildet damit einen ererbten Befund. Wie schon die Knorpel bei Selachiern in verschiedener Art am Cranium Anschluss fanden, so ist das auch mit den Skeletproductionen der Fall, welche aus jenen Visceralbogen hervorgehen. Daraus erwächst dem Cranium ein es lateral bedeckendes Gerüst, welches ihm beweglich verbunden ist, den größten Theil des Kopfes von außen begrenzend. Damit findet sich hier zu einem Complex vereint eine große Anzahl von Skeletgebilden, *welchen, so weit sie sich in den höheren Abtheilungen erhalten, sehr verschiedene Geschicke zu Theil werden*, und von denen manche, inniger mit dem Cranium in Verbindung gelangend, noch in knöchernen Spangenbildungen bestehen, welchen wir auf allen höheren Stufen des Kopfskelets der Wirbelthiere begegnen.

Der Kieferbogen tritt mit seinem Palatoquadratum und dem knorpeligen Unterkiefer auf. Der vorderste Abschnitt des Palatoquadratknorpels findet Anschluss am vorderen Theile des Craniums, vom anderseitigen getrennt, und *in dieser Auflösung des medianen Zusammenschlusses*, wie er bei den Selachiern und Stören besteht, liegt das Charakteristische des Kiefergaumenapparates der Knochenganoiden und Teleostei. Es ist aber hierin auch eine Beziehung zu einer niederen Stufe ausgedrückt, indem ja der vordere Abschnitt des Palatoquadratum erst secundär sich ausbildet und der mediane Zusammenschluss etwas Secundäres ist. An der Articulationsstelle mit dem Unterkiefer entsteht am Palatoquadratum eine Ossification des Knorpels als *Quadratum*, während am vorderen Abschnitte das *Palatinum* auftritt und zwischen beiden neue Knochentheile die *Pterygoidea*

(Flügelbeine) vorstellen. Auch der knorpelige Unterkiefer empfängt knöcherne Bekleidung, welche wieder Theile des Knorpels in Knochen überführt, aber ein Knorpelstab erhält sich im Innern als *Cartilago Meckelii*.

Am Hyoidbogen hat der proximale Abschnitt als *Hyomandibulare* die Verbindung des Kieferapparates mit dem Cranium behalten und durch Articulation weitergebildet, den Anschluss an das Quadratum aber dadurch ausgeführt, dass der schon bei Selachiern entstandene Fortsatz (Fig. 212 *B, C, p*) als ein Knochen, *Symplecticum*, Selbständigkeit gewinnt (*D, p*) und dem Quadratum sich anfügt.

Fig. 212.



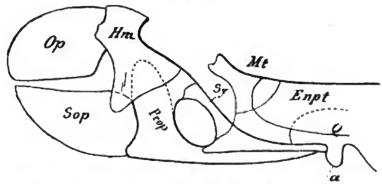
Umgestaltung des Hyoidbogens bei Fischen. *A* Notidani. *B* pentanche Haie. *C* Torpedo. *D* Teleostei. *Hm* Hyomandibulare. *hy* Hyoid. *r* Radien. *op* Operculum. *p* Fortsatz des Hyomandibulare (in *D* Symplecticum).

In dieser *Anlagerung* des Symplecticum an das Quadratum drückt sich ein engerer Zusammenschluss ursprünglich differenter Theile aus, als bei Selachiern und Stören, bei welch letzteren das Symplecticum eine sehr bewegliche Verbindung des Kieferapparates mit dem Cranium vermittelte, wie sie auch durch mangelnde Verbindung des Palatoquadratum mit dem letzteren bedingt war. Am Hyomandibulare bilden aber die ihm ursprünglich angefügten Radien den Ausgangspunkt für die Entstehung einer Knochenplatte, das *Operculum* (Fig. 212 *D, op*), welches mit anderen hinzutretenden dermalen Knochenstücken einen dem *Kiemendeckel* zu Grunde liegenden Stützapparat vorstellt.

Das *Hyomandibulare* (Temporale, Cuvier; Quadratum, Hallmann) bildet stets einen ansehnlichen Knochen von ziemlich gleichartiger Gestaltung, der an der Seite des Craniums am Squamosum und Postfrontale, oft auch noch am Prooticum articulirt. Die Articulationsstelle (Fig. 209 *A, gl*) ist weiter aufwärts gerückt, und liegt nicht mehr wie bei Selachiern an der Schädelbasis. In der Regel prägt sich an ihm ein nach hinten gerichteter Fortsatz aus, der das Operculum trägt. *Lepidosteus* (Fig. 213) und *Amia* stimmen in der Ausbildung eines Symplecticums am Hyomandibulare mit den *Teleostei* zusammen, aber Lepidosteus besitzt die Theile mehr in einem Zustande der Verschiebung nach vorn. An der meist knorpeligen Verbindungsstelle des Hyomandibulare mit dem *Symplecticum* inserirt sich das Hyoid. Das Symplecticum bildet einen meist schlanken, terminal sich verjüngenden Knochen, welcher der medialen Fläche des Quadratum sich anschließt,

und dabei auch mehr oder minder von letzterem umschlossen werden kann. Bei Lepidosteus ist es in Anpassung an das vom Hyomandibulare weit abgerückte Palatoquadratum columellaartig in die Länge gestreckt (Fig. 213 *Sy*). Da es sich bereits dem Quadratum anlagert, hat es den bei Knochenfischen herrschenden Zustand. Zu diesem führt auch jener von Amia, wenn man sich das Quadratum nach hinten zu über das Symplecticum ausgedehnt vorstellt. Das Fehlen des Symplecticums bei manchen Teleostei (Siluroiden, Loricarinen) gründet sich auf einen Ausfall desselben, welcher durch eine andere Art der Verbindung des Hyomandibulare mit dem Quadratum zu einem Kieferstiel bedingt ward.

Fig. 213.



Kieferstiel mit Kiemendeckel von der Innenseite von Lepidosteus bicon. *Hm* Hyomandibulare. *Op* Operculum. *Sop* Suboperculum. *Prop* Praeoperculum. *Sy* Symplecticum. *Mt* Metapterygoid. *Enpt* Entopterygoid. *Q* Quadratum. *a* Gelenkkopf für den Unterkiefer.

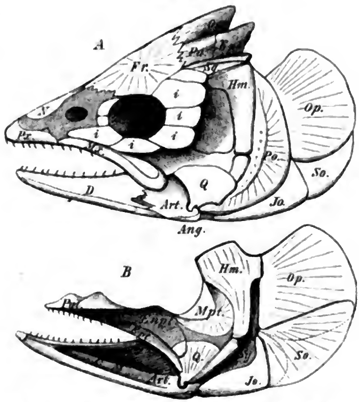
Am Palatoquadratum ist mit der bedeutenderen Längsentfaltung eine Anzahl von Knochen gebildet, welche theils den Knorpel substituiren, zum Theil ihm nur anlagern und dann seinen Schwund auch functionell ersetzen (Fig. 214 *b*). Der bedeutendste davon pflegt das bereits vorhin genannte *Quadratum* zu sein. Bei den Knochenganoiden ist sein Verhalten oben erwähnt; bei Teleostei nimmt es mit einer Rinne seiner medialen Fläche das Symplecticum auf und endet distal mit einem rollenartigen Vorsprung, welchem der Unterkiefer articulirt. An das Quadratum fügt sich nach vorn hin das meist im Winkel gebogene *Ectopterygoid* (Transversum, Cuvier) (*Ept*) und zwischen diesem und dem Hyomandibulare liegt das platte, öfters viereckige *Metapterygoid* (*Mt*) (Tympanicum, Cuvier), welches auch breit an den Oberrand des Quadratum grenzt. Median vom Ectopterygoid ist das bald schmale, bald sehr breite *Entopterygoid* (*Enpt*) zu treffen, und aus dem vordersten Ende des Palatoquadratknorpels geht endlich das dem Schädel meist beweglich verbundene *Palatinum* hervor. Die Flügel- und Gaumenbeine bilden zusammen einen medial gegen die in der Regel schmale Basis cranii vortretenden Complex, der mit letzterer das *Dach der Mundhöhle* bildet und durch in verschiedenem Maße erhaltenen Zahnbesatz seine Genese andeutet. Das die knorpelige Unterlage bald nur bedeckende, bald sie ganz umschließende Palatinum bietet in seinen verschiedenen Befunden ein Beispiel für die allmähliche Substitution des Knorpels durch Knochen.

Diese Grundzüge des Verhaltens der Teleostei, denen auch Amia sich anschließt, bestehen zwar auch bei *Lepidosteus*, aber am Pterygoidcomplex ergiebt sich eine bemerkenswerthe Sonderung, indem das Metapterygoid mit einem nach

hinten und oben gerichteten Fortsatze eine Articulation mit der Basis cranii seitlich vom Parasphenoid gewonnen hat. Dadurch bekommt der Oberkiefergaumenapparat einen gewissen Grad von Beweglichkeit, zumal auch das Symplecticum mit einer terminalen Gelenkfläche an das Quadratum stößt (Fig. 214).

Vor dem Palatinum liegen noch zwei nicht durch Knorpel vertretene Knochen, von denen der hintere, meist dem Palatinum angefügte als *Maxillare* (Fig. 214 *Mx*), der vordere *Praemaxillare* (*Px*) benannt ist. Sie erscheinen als Theile, die von nun an eine bedeutende Rolle spielen. Es ward von mir früher die Meinung ausgesprochen, dass der vordere obere Lippenknorpel der Selachier die Unterlage für das Praemaxillare abgab, während das Maxillare auf einem hinteren oberen Lippenknorpel entstand, wofür bei Spatularia ein Zeugnis sich erhalten hatte. Bald sind sie selbständig beweglich, sogar vorstreckbar, bald schmiegen sie sich fester dem Schädel an. Das Letztere gilt besonders für das Praemaxillare, welches häufig dem vordersten Theile der Ethmoidalregion eng verbunden ist. Beide begrenzen die Mundöffnung, doch kann bei längerer Gestaltung des Praemaxillare der Oberkieferknochen davon ausgeschlossen werden, sowie auch wieder die Verkümmerung des Praemaxillare dem Maxillare einen überwiegenden Antheil an jener Begrenzung verleiht. Bei *Lepidosteus* sind diese Knochen durch eine Reihe kleinerer Stücke vertreten. Die specielle Gestaltung dieser beiden meist mit Zähnen bewehrten Knochen beeinflusst in hohem Grade die Configuration der Mundöffnung. Bei protractilem Munde kommt dem Praemaxillare ein auf dem Cranium gleitender Fortsatz zu, und auch dem Maxillare kann ein solcher zukommen (vergl. Fig. 219).

Fig. 214.



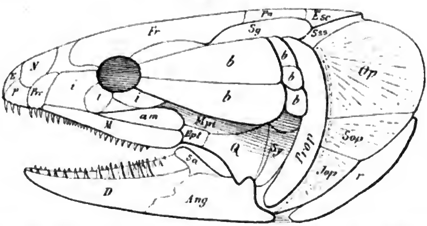
A seitliche Ansicht des Kopfskelets von Salmo salar (vergl. Fig. 209 *A*). *B* Kieferstiel und Kiemendeckel von der medialen Seite. *Fr* Frontale. *N* Nasale. *n* Nasengrube. *Pa* Parietale. *Sq* Squamosum. *i, i, i, i* Infraorbitalknochenring. *Hm* Hyomandibulare. *Sy* Symplecticum. *Mpt* Metapterygoid. *Ept* Ectopterygoid. *Q* Quadratum. *Mx* Maxillare. *Px* Praemaxillare. *Art* Articulare. *Ang* Angulare. *D* Dentale. *Op* Operculum. *Po* Praeoperculum. *So* Suboperculum. *Jo* Interoperculum.

Von den mit dem Kieferapparate verbundenen, jedoch ihm ursprünglich nicht zugehörigen Skelettheilen nimmt das Skelet des Kiemendeckels eine

hervorragende Stelle ein. Bei den Selachiern finden sich an Stelle dieses knöchernen Skelets knorpelige, zuweilen verzweigte Stücke, beiden Theilen des Zungenbeinbogens als Kiemenstrahlen ansitzend (Fig. 212 *A*, *B*). Wie diese Knorpel, so umschließt auch den knöchernen Apparat eine gemeinsame Membran, letzterem angepasst und ihn zu einer über die dahinter liegenden Kiemenspalten sich erstreckenden Schutzvorrichtung gestaltend.

Bei den Stören tritt zuerst der größte dieser Knochen, das *Operculum*, auf, dem sich bei den übrigen Ganoiden wie bei Teleostei andere anfügen und damit den Kiemendeckel zu einem Complex mannigfacher Skelettheile bilden. Wahrscheinlich ist das Operculum aus einem dermalen Knochen hervorgegangen, welcher auf Knorpelradien Fuß fasste und durch diese am Hyomandibulare Anschluss fand. Zu dem wie auch bei den fossilen Pycnodonten einzig bestehenden Operculum kommt nach unten hin ein gleichfalls noch dem Hyomandibulare benachbarter Knochen. Er ward als *Suboperculum* bezeichnet (Joh. Müller) und besitzt bei Amia noch eine ähnliche Lage wie bei Lepidosteus, bei welchem er von einem Fortsatze des Hyomandibulare an der Innenseite überlagert wird und sich ebenda gegen das Operculum schiebt (Fig. 213). Ob dieses Knochenstück gleich dem Operculum von einem auf einem Radius entfalteten Hautknochen abzuleiten ist, bleibt zweifelhaft, minder für einen dritten hinter dem Kieferstiele befindlichen Knochen, das *Interoperculum*, dessen Ausdehnung das Suboperculum bei den meisten Teleostei vom Kieferstiel abgedrängt und nach hinten hin unter das Operculum gebettet hat. Dann tritt das Suboperculum in die hintere obere Begrenzung des Kiemendeckels und ist bei vielen Acanthopteren nur in loser Verbindung mit dem Operculargerüst, welches mit jener Umlagerung eine distale Verbreiterung empfängt. Das Suboperculum fehlt den Siluroiden; Operculum und Interoperculum bilden die einzigen Knochen des beweglichen Deckels (Fig. 216 *A*), während der letztgenannte

Fig. 215.



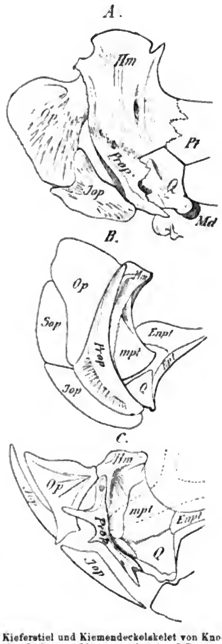
Kopfskelet von Amia calva von außen. Bezeichnung zum größten Theil wie an vorhergehenden Figuren.

Knochen bei den übrigen Teleostei dem Angulare des Unterkiefers verbunden ist und bei Amia (Fig. 215 *r*) noch ein radienartiges Stück im Anschlusse hat.

Noch ein Bestandtheil kommt dem Opercularskelet zu und nimmt seine

Sonderung aus vor dem Hyomandibulare befindlichen Regionen, erst allmählich in die Verhältnisse gelangend, die ihn als *Praeoperculum* bezeichnen ließen. Bei fossilen Ganoiden zeigt sich der Hautpanzer, wie er am Dache des Craniums die oben unterschiedenen Knochenplatten (S. 339) hervorgehen ließ, auch auf die Seite des Kopfes fortgesetzt, an die Begrenzung der Mundöffnung und in die Gegend des Kieferstieles größere oder kleinere Knochenplatten sendend oder auf der Fläche zwischen dem Auge und dem Hyomandibulare entfaltend. Eines dieser Buccalia, wie ich sie nennen will, ist bei den Crossopterygiern von bedeutenderer Ausdehnung und erstreckt sich vom Hyomandibulare, welches von ihm bedeckt wird, bis zum Maxillare superius (s. unten). Seine Ausdehnung ist im Zusammenhange mit der Configuration des Kopfes in sagittaler Richtung am bedeutendsten (Osteolepis, Polypterus) (Fig. 221). Sonst pflegt das Praeoperculum sich mehr in die Höhe zu entfalten und nur selten nimmt es auch eine Ausdehnung nach vorn zu. So bei den Siluroiden (Fig. 216 *A*), bei welchen der ausgezogene Vorderrand sich mit Quadratum und Hyomandibulare eng verbindet und so, beide mit einander befestigend, das Fehlen des Symplecticum erklären lässt. So tritt mit dem Praeoperculum dem Opercularskelet der Teleostei ein neuer Bestandtheil hinzu, welcher bei aller Verschiedenheit im Einzelnen, bei vielen Acanthopteren durch Stacheln ausgezeichnet (Fig. 216 *C*), in der ganzen Abtheilung ziemlich gleichartige Verhältnisse bewahrt.

Fig. 216.



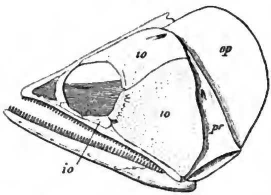
Kieferstiel und Kiemendeckelskelet von Knochenfischen. *A* Silurus glanis. *B* Brama Raji. *C* Cottus scorpius.

Von den übrigen an der Seite des Kopfes ausgebildeten Knochen ordnet sich ein Theil um die Orbita und ist bei Amia (Fig. 215 *b, b*) noch von einer Reihe zwischen diesen und dem Opercularapparat im Halbkreise stehender Plättchen begleitet. Am vollständigsten erscheint diese Panzerung bei fossilen Ganoiden (Dapedius). Infraorbitalia bilden eine den unteren Orbitalrand bogenförmig umziehende Reihe, in der das hinterste Stück dem Postfrontale, das vorderste dem Ethmoidale laterale sich anschließt.

Die Beziehung der oberflächlichen Kopfknochen zu Hautsinnesorganen besteht auch an vielen kleineren dermalen Knochen und ist besonders an einem Theile der

Buccalia ausgeprägt, so dass deren Erhaltung in den Infraorbitalia daraus verstanden werden kann. Einzelne von ihnen können einen bedeutenden Umfang erreichen, während die übrigen kleiner bleiben. Unter den Ganoiden ist diese Sonderung bei Amia sehr bedeutend ausgeprägt, indem zwei fast bis zum Praeoperculum sich ausdehnen (Fig. 215 *b, b*). Auch unter den Physostomen kommt denselben beiden Knochenplatten eine auch in die Höhe gehende Entfaltung zu. Sie ist wohl am beträchtlichsten bei Osteoglossum (Fig. 217 *io, io*), wo die Gesammtfläche zwischen Orbita und Praeoperculum nur von jenen beiden Stücken eingenommen wird. Auch in anderen Abtheilungen sind solche, sonst kleiner erscheinende Knochen von bedeutender Größe (z. B. bei den Cataphracten).

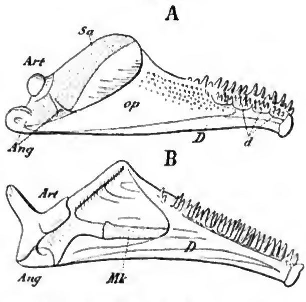
Fig. 217.



Kopfskelet von Osteoglossum bicirrhosum. *io* Infraorbitalia. *op* Operculum. *pr* Praeoperculum.

Am *Unterkiefer* erhält sich die knorpelige Anlage am vollständigsten. Der Knorpel bewahrt aber nur an der Articulationsstelle längere Zeit bedeutenderen Umfang und wird von knöchernen Theilen umschlossen, welche seine Function übernehmen. Vom massiveren Gelenktheil aus erstreckt sich dann der eigentliche *Meckel'sche Knorpel* in verschiedener Mächtigkeit durch den gesammten Unterkiefer. Ein anderer Fortsatz geht ebenfalls, vom Gelenktheile aus mit dem Meckel'schen divergirend, vor- und aufwärts gegen den die Insertionsstelle des M. adductor mandibulae darstellenden Theil. Er wird Coronoidfortsatz benannt. Die Erhaltung dieses Theils des ursprünglich (bei Selachiern) massiven Knorpels leitet sich von jener Beziehung zur Muskulatur ab. Von den knöchernen Gebilden entsteht aus dem Gelenktheil des Knorpels das *Articulare* (*Art*), welches jenen Coronoidfortsatz entsendet, der auch knorpelig bleiben (Amia) oder sehr reducirt sein kann, und unter diesem findet sich zumeist das *Angulare* (*Ang*) am Unterkieferwinkel in lateraler Entfaltung. Den größten Knochen stellt das den Meckel'schen Fortsatz umscheidende *Dentale* vor, welches zähnetragend sich nach hinten zu der Muskelbefestigung erstreckt. Diese Knochen bilden die regelmäßigeren Bestandtheile, zu welchen noch andere kommen können. Hinten

Fig. 218.



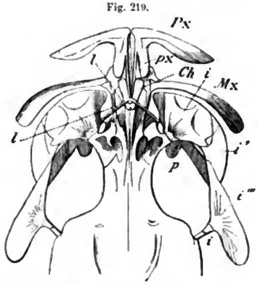
Mediale Seite der Unterkiefer *A* von Amia calva, *B* von Gadus morrhua.

trifft das Dentale bei Amia und Lepidosteus mit einem *Supraangulare* (*Sa*) zusammen. An der Innenfläche des knöchernen Unterkiefers entsteht als Belegstück des Knorpels zuweilen noch ein besonderer Knochen, das *Operculare* (Spleniale), welches die vom Dentale gelassene Lücke großentheils ausfüllt und gleichfalls Zähne trägt (z. B. Amia) (*op*).

Durch das distale Verhalten des Palatoquadratknorpels erscheint eine bedeutende Verschiedenheit von Selachiern und Stören, welche eine *directe* Ableitung der bei Knochenganoiden und Teleostei gegebenen Verhältnisse von jenen verbietet. Vielmehr ist für diese ein Zustand vorauszusetzen, in welchem der Palatoquadratknorpel den anderseitigen nicht erreicht hat. Ein solcher besteht ontogenetisch bei Selachiern. Er bezeichnet als Indifferenzstadium einen Ausgangspunkt für zwei Wege, davon der eine zu den Selachiern führt, der andere zu Knochenganoiden und Teleostei, je nachdem das Palatoquadratum subcranial zur Vereinigung gelangt oder getrennt bleibend der Seite des Craniums sich anschließt.

Praemaxillare und *Maxillare* zeigen verschiedene Stellung zum Mundrande. Entweder finden sie sich in einer continuirlichen Linie (Fig. 214 *A*), oder das Praemaxillare tritt lateral vor das Maxillare, welches dadurch in der Mundspaltenbegrenzung beschränkt wird. Dieser Zustand findet sich bei vielen Teleostei und lässt den Mund *vorstreckbar* erscheinen, wobei die Knochenverbindungen beweglich geworden und auch ein Bandapparat zur Ausbildung kommt (Fig. 219 *l*). Dass darin ein primitiver Zustand sich ausspricht, ist nicht wahrscheinlich, wenn auch die Beziehung der beiden Knochen auf die Labialknorpel (S. 342) dadurch eine Vervollständigung erfahren könnte, indem das den Oberkiefer terminal an den Unterkiefer befestigende, in den Fällen von protractilem Munde in der Regel sehr starke Band aus dem ventralen Theile des Lippenknorpels der Selachier entstanden betrachtet werden kann. Wir wollen aber diese Deutung dahingestellt sein lassen, zumal eine andere Auffassung zu berücksichtigen ist. Bei Amia befestigt sich das Praemaxillare mit mächtigen Fortsätzen an die Ethmoidalregion und hat die Riechgruben aufgelagert. Ähnlich auch Muraenophis (STANNIUS), der Oberkiefer kommt mit jenem cranialen Anschlusse des Praemaxillare in laterale Lage zu diesem (vergl. Fig. 215). Bedeutende Verlängerung bietet das Praemaxillare bei Belone und Xiphias. Beide Praemaxillaria können auch zu einem unpaaren Knochen verschmelzen (Diodon, Mormyrus, JOH. MÜLLER). Auch bei den Muraenoiden ist es reducirt und in Concrescenz mit dem anderseitigen und mit dem Vomer die Schnauzenspitze bildend. (L. JACOBY, Über den Knochenbau der Oberkinnlade bei den Aalen. Diss. Halle 1867.) Das Maxillare bildet dann die Begrenzung der Mundspalte. Es kann aber unter Ausbildung des Praemaxillare eine bedeutende Reduction erfahren (Belone und Siluroiden). So walten in der Umgebung der Mundspalte mannigfache, wohl mit der Nahrungsaufnahme in Connex stehende Verhältnisse.

Fig. 219.



Vorderer Theil des Kopfskelets von Cottus scorpius, dorsale Ansicht mit vorgestreckten Kiefern. *Px* Praemaxillare. *Mx* Maxillare. *i*, *i'*, *i''* Infraorbitalia. *Ch* knorpelige Ethmoidalregion. *P* Palatinum. *l* Ligamente.

Dem Opercularapparate schließt sich die *Membrana branchiostega* mit ihren

Radien an. Von diesen kann einer sogar in engere Verbindung mit jenem treten, wie bei Amia und manchen Teleostei, Sub- und Interoperculum nach hinten ergänzend (von Amia in Fig. 215 *r* dargestellt). Indem dieser verbreiterte Radius mit dem Angulare des Unterkiefers ligamentös verbunden ist, ähnlich wie das *Interoperculum*, fällt Licht auf den Ursprung des letzteren, *welcher damit als ein gleichfalls zum Operculum emporgewanderter Radius sich deuten lässt.*

Von den auf der seitlichen Kopfregion entstandenen Knochenplatten findet auch eine als *Admaxillare* am Maxillare Anschluss, dessen oberen Rand sie in ähnlicher Gestaltung begleitet (Amia, Fig. 215 *am*), oder über welchen sie sich, das Maxillare deckend, hinweglegt (viele Teleostei, besonders Physostomen, Fig. 214).

In dem Wettbewerb der *Buccalia* unter einander spielen zwei Verhältnisse eine entscheidende Rolle. Das eine liegt in der Beziehung zu den Hautsinnesorganen, an diese ist die Erhaltung der sogenannten schon oben beurtheilten Infraorbitalia geknüpft. Sehr häufig sind dieselben bis auf den den Sinnescanal umschließenden Theil reducirt (z. B. Silurus, Alepocephalus) und bilden eine Reihe knöcherner Röhrchen. Die umfänglichere Gestaltung zeigt in einem anderen Punkte ihr Causalmoment Portionen des Adductor mandibulae erstrecken ihren Ursprung auf jene Knochen, und auch bei Amia sind zwei Infraorbitalia zur Vergrößerung ihres Volums durch eine ähnliche Beziehung gelangt. Die bedeutende Umgestaltung eines solchen die Wangenregion panzernden Knochens bei den Cataphracten *leitet sich von denselben Instanzen ab*, auch für Osteoglossum besteht Ähnliches, so dass wir das Volum jener Knochen unter Bedingungen stehen sehen, durch welche es Erklärung findet.

Nachdem bei den erstgenannten die Beziehung zur Muskulatur sich nachweisen lässt, wird sie wohl auch den letzterwähnten nicht fremd sein. Jedenfalls ist *die Ausbildung eines Theiles der Buccalia und ihre Erhaltung in neuen Beziehungen, an die durch Muskelinsertionen erworbenen neuen Functionen geknüpft.* Die mit der Vergrößerung jener Knochen gesteigerte Schutzleistung ist daher mit jener anderen aufs engste verknüpft, aber die erstere wird als das Causalmoment gelten dürfen (s. auch beim Muskelsystem).

In der Nachbarschaft des Unterkiefers findet sich noch bei *Amia* eine große unpaare Knochenplatte. Ob mit dieser Platte ein bei Teleostei tiefer liegendes, Muskeln aufnehmendes Knochenstück, welches in verticaler Richtung entfaltet ist, genetische Beziehungen besitzt, ist noch nicht ermittelt.

Bemerkenswerth ist am Unterkiefer von *Scarus* die *Beweglichkeit des Dentale*, welches hier einen frei gewordenen Abschnitt von sonst festem Gefüge des Unterkiefers vorstellt. Damit ist ein Vorbild für Zustände gegeben, die erst bei Säugethieren als typische Einrichtungen bestehen.

Eine besondere Eigenthümlichkeit spricht sich in der *Asymmetrie des Schädels* bei den *Pleuronectiden* aus. Sie ist bedingt durch eine Lageveränderung des einen Auges, welches, anfänglich mit dem der anderen Seite symmetrisch gelagert, allmählich auf die andere Seite wandert, so dass endlich beide auf der beim Schwimmen aufwärts gerichteten Körperseite sich vorfinden. Der Vorgang vollzieht sich an den jungen, symmetrisch gebauten und anfänglich wie andere Fische sich bewegenden Thieren. Mit vollendeter Wanderung des Auges liegt der Körper stets auf der blinden Seite. Nach den Gattungen und Arten ist dieses bald die rechte, bald die linke; auch bei derselben Art kann diese Verschiedenheit vorkommen. (Vergl. über diese von einer gänzlichen Verschiebung zahlreicher Skelettheile begleitete Erscheinung J. J. STEENSTRUP, Oversigt over de K. D. Vidensk. Selskabs Forhandl. 1863. Derselbe, Forts., Bidrag til en rigtig Opfattelse of Øiestillingen hos Flyndrene. K. D. Vid. Selsk. Forhandl. 1876. B. REICHERT, Arch. f. Anat. u. Phys. 1874. M. SACCHI, Sulle minute differenze fra gli organi homotypici dei Pleuronettidi. Atti Soc. Ligust. di Sc. nat. Vol. III. 1893. H. TRAQUAIR, Transact. Linn. Soc. Vol. XXV. II. B. W.

Malm, Bidrag til kennedomen of Pleuronect. utveckling och bygynad. Kongl. Svensk. Vet.-Acad. Handl. Bd. VII.

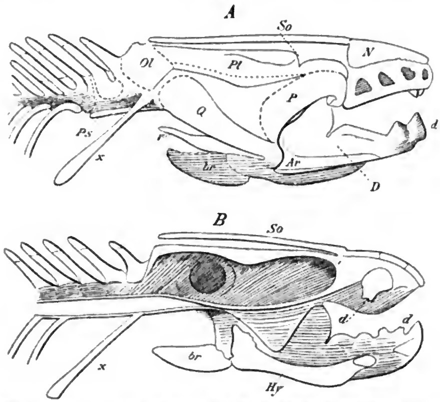
Wenn auch die Seitenlage des Thieres als Causalmoment dieser merkwürdigen Umgestaltung zu gelten hat, so kann man davon ausgehend wieder einzelne Factoren als wirksam betrachten, wobei wohl an die Muskulatur, am ehesten an die Mm. obliqui des Bulbus zu denken wäre. Aber die Erwägung des gleichzeitig an so vielen Örtlichkeiten des Kopfskelets sich abspielenden Processes lässt auch hier die Vorstellung einer von einem Punkte aus geleiteten, *roh* waltenden Mechanik zurücktreten und die ganze Erscheinung als Beispiel ansehen, wie die mechanischen Componenten organischer Processe unendlich vielfältige, an die Gewebe geknüpfte sein müssen.

Divergente Gestaltungen bei Dipnoern und Crossopterygiern.

§ 112.

Die bedeutende Summe in das Kopfskelet der Knochenganoiden und Teleostei übergegangener knöcherner Theile hatten wir als successive darin aufgenommene Gebilde beurtheilt, zu welchem Vorgange die Knorpelganoiden den Weg wiesen. Von da an fand sich aber unter den Fischen kein gleichmäßiger Fortgang

Fig. 220.



Cranium von **Protopterus**. *A* von der Seite. *B* im Medianschnitte. Skizzen ohne die Labialknorpel.

des großen Processes, und schon die Knochenganoiden traten fast alle mit dem Knochenreichthume auf, wie wir ihn erworben sehen, und auch bei Teleostei ist es fast nur der alte Bestand, an welchem unzählige zur Ausführung gelangende Modificationen den bedeutenden Formenreichthum hervorbringen, dem wir hier am Kopfskelet begegnen. Man findet so von Selachiern bis zu den Knochenfischen

fortschreitende Ausbildung, und wenn auch auf dem ganzen Wege überall divergente Zustände aller Art sich aufthun, so wird damit doch nicht der allgemeine Fortschritt verdunkelt. In dieser Reihe haben zwei Abtheilungen keinen Platz gefunden, weil sie, in ihren Repräsentanten offenbar sehr frühzeitig vom Stamme der Fische abgezweigt, seitlich gehende Differenzirung einschlugen. Es sind die *Dipnoer* und die *Crossopterygier*, beide, oder doch mindestens die letztgenannten, zumeist den Ganoiden beigezählt. Unter sich in fast allen Punkten verschieden, hat ihr Cranium doch das Gemeinsame, dass an ihm bei Weitem nicht alle bei Knochenganoiden entfalteten Knochen vorhanden sind. Darin ist eine tiefere Stufe als bei anderen Knochenganoiden ausgedrückt. Der mittlere Craniumtheil erhält sich sogar vollständig knorpelig. Im Übrigen ergeben sich großartige Divergenzen.

Die Continuität des Craniums mit der Wirbelsäule erhält sich bei den Dipnoern durch Verlängerung der noch die Chorda führenden Occipitalbasis, welcher noch zwei Wirbelbogen aufsitzen, davon der erste nur durch einen Dornfortsatz vorgestellt wird. Das Knorpelcranium erhält sich bald sehr bedeutend (Ceratodus), bald in geringerem Grade (Protopterus, Lepidosiren). Es ist vergrößert durch den *Anschluss des Palatoquadratums*, welches, wie schon bei den Holocephalen, seine selbständige Existenz verloren hat. Wie dort, ist die Concrescenz noch während des Knorpelzustandes dieses Skeletttheils erfolgt, in einem dem der Selachier entsprechenden Zustande. Die am Cranium befindlichen knöchernen Theile sind auf eine geringe Zahl beschränkt, die Occipitalregion bietet nur seitliche Stücke und die Schädeldecke nehmen bedeutende Frontalia ein, an welche ein über der Orbita befindlicher Knochen (Fig. 220 *So*) sich frei nach hinten fortsetzt und den Musculus temporalis überlagernd, sich anschließt. Wir vermögen ihn nicht sicher zu bestimmen, wenn es auch nicht an Namen für ihn fehlt (Supraorbitale, HUXLEY). Vor ihm befindet sich, die durchbrochenen Nasenkapseln theilweise deckend, das Nasale (*N*). Ein bedeutendes Parasphenoid, welches occipital noch die oben aufgeführten Wirbel überragt, erreicht vorn den Vomer. Dem Palatoquadratknorpel entsprechen ein ansehnliches Quadratum, welches mit einem Gelenkkopfe den Unterkiefer trägt, und dann ein medial und vorwärts sich erstreckendes Palatinum (Pterygopalatinum) (*P*). Auch am Unterkiefer sind nur 3 Knochen gesondert: außer dem mächtigen, einen Temporalfortsatz aussendenden Dentale besteht noch ein als Belegknochen sich haltender, das Articulare. Auch ein Angulare wird aufgeführt.

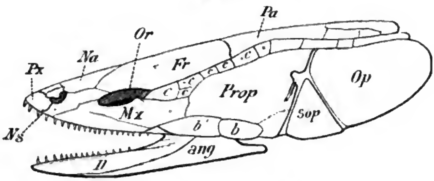
Mit ihrer cranialen Knochenentfaltung stellen sich die Dipnoer weit unter die Ganoiden, sie erscheinen im Beginne jenes Processes, der es bei ihnen noch zu keinem Reichthum an cranialen Knochen gebracht hat. Aber wenn er auch früher als bei anderen in neuen Productionen sistirte oder einer Rückbildung wich, so sind die meisten der vorhandenen Knochen zu nicht geringem Volum gelangt.

Bei der Ausprägung einer solchen Minderzahl von Knochen ist deren Beziehung auf reichere Bildungen anderer Fische dadurch erschwert, dass von einander benachbarten Theilen der eine wie der andere in eine bestimmte Lage gelangt sein kann, oder auch beide in Concrescenz einen Knochen darstellen. Ob z. B. das Palatinum von Dipnoern aus demselben Knochen entstand, welcher auch bei den übrigen Fischen das Palatinum vorstellt, oder ob auch ein Pterygoid in es aufgegangen ist (HUXLEY),

ist nicht zu entscheiden. Wir sehen diese Fragen dem Ganzen gegenüber als untergeordnete an. Andere Stücke, die durch Isolirtheit sicherer sein möchten, sind nicht minder zweifelhaft. Ein dem Quadratum ziemlich frei angelagerter Knochen (Fig. 220 *A*, *r*), als Operculum gedeutet, kann kein Operculum sein, denn das Quadratum hat niemals Beziehungen zu einem Operculum. Vielleicht ist er aus einem »Spritzlochknorpel« hervorgegangen. Der dem Hyoid ansitzende Knochen (*br*) darf dagegen eher einem Operculum verglichen werden. Was es dagegen mit der sogenannten »Kopfrippe« (*x*) für eine Bewandnis habe, bleibt unsicher. Dass eine Rippe, die natürlich nicht dem Kopfe angehörte, hierher gelangte, kann als möglich gelten. Für die Forschung wird mit solchen Annahmen nichts geleistet.

In vielen Punkten befinden sich die Crossopterygier wie in einem Gegensatze zu den Dipnoern, indem bei der ersten Betrachtung das Kopfskelet jenem der Knochenganoiden nicht fremd zu sein scheint. Allein die Vergleichung des Einzelnen deckt manche bedeutsame Verschiedenheit auf und begründet die gesonderte Vorführung. Das Primordialcranium erhält sich ähnlich wie bei Knochenganoiden und wird fast vollständig von Knochen bedeckt. Dabei besteht aber sowohl am Dache als auch am Boden eine Knorpellücke. In der sehr verlängerten Occipitalregion ergeben sich keine bedeutenden Abweichungen, und auch die nur Einen Knochen aufweisende Labyrinthregion nimmt weniger unser Interesse in Anspruch, als die nach einer Knorpelstrecke folgende Verknöcherung, welche die Orbitalregion einnimmt und auf verschiedene Art mit den Sphenoidalia in Zusammenhang gebracht wurde (Cuvier, Huxley). Sie umfasst noch den Opticusdurchtritt und vor ihr beginnt die bedeutende ethmoidale Knorpelmasse. Am Schädeldache dominiren vor Allem paarige Parietalia und Frontalia (Fig. 221), auf welche nach

Fig. 221.

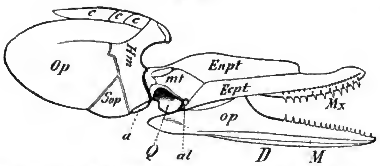


Kopfskelet von Polypterus bichir in seitlicher Ansicht. *Ns* Nasenöffnung. *C, c, c* . . . Schaltstücke.

vorn kleinere Nasalia folgen, und dazu kommt noch eine Anzahl kleinerer (*C*, *C*), die größeren lateral begrenzender Knochen, von welchen ein dem Parietale entsprechender den zwischen ihm und dem letzteren Knochen befindlichen Ausgang des Spritzlochcanals bedeckt. Während dieses Belegknochen sind, kommt noch ein Post- und Praefrontale als Ossification des Knorpels zur Unterscheidung. Basal herrscht ein großes Parasphenoid, vor welchem wir den Vomer paarig antreffen, welcher schon bei Lepidosteus aus zwei, median einander berührenden Stücken dargestellt ward. In dieser Trennung liegt wohl ein älterer Zustand vor, jenem der Teleostei gegenüber.

Während die Kiefer in Praemaxillare und Maxillare nichts Auffallendes bieten, wird im Kieferstiele sowie im Opercularapparate manche Veränderung wahrgenommen. Operculum und Suboperculum sind die beiden einzigen freien Deckelstücke, wie sie es auch bei manchen Ganoiden und Teleostei sind. Sie lehnen sich an ein Hyomandibulare (Fig. 222 *Hm*), welches sich lang heraberstreckt und ohne Beziehung zu einem Symplecticum ist. Daraus geht hervor, dass die Umwandlung des Hyoidbogens nicht in der Weise wie bei Ganoiden und Teleostei erfolgt ist, dass vielmehr in dieser Hinsicht nur an ältere Zustände angeknüpft werden kann. An das Hyomandibulare fügt sich außen ein als Praeoperculum (J. MÜLLER) gedeuteter Knochen an. Er erstreckt sich über einen großen Theil der Seitenfläche des Kopfes und nimmt, entgegen den bei Ganoiden und Teleostei gegebenen Befunden, seine Ausdehnung bis zum Oberkiefer (vergl. Fig. 221). Bei den alten Crossopterygiern erscheint das Praeoperculum, so weit bekannt, mehr in der bei Teleostei bestehenden Form. Am Unterrande des Praeoperculum sind noch zwei, aber bedeutend kleinere Knochen zum Maxillare gerichtet (Fig. 221), so dass also das Skelet dieser Gegend in einer neuen Art sich darstellt. Die Ausdehnung des Praeoperculum nach vorn scheint mit einer Ursprungsveränderung des Adductor mandibulae in Connex zu stehen, denn dieser Muskel nimmt die Innenseite des Praeoperculum ein, welches sich über den Coronoidfortsatz der Mandibel hinwegbrückt. Wir werden in dem von den übrigen Fischen sehr abweichenden Verhalten des Praeoperculum den Anfang neuer Befunde sehen.

Fig. 222.



Kiemendeckel- und Kieferapparat von Polypterus bichir von der medialen Seite. *a* Hyoidverbindung. *al* Gelenkleiste für den Unterkiefer, in der Verkürzung gesehen.

Bezüglich des Oberkieferapparates bestehen die schon bei Knochenfischen gesehenen Skeletttheile, von denen das Quadratum Besonderheiten darbietet. Es schließt sich dem Vorderrande das Hyomandibulare an (Fig. 222 *Q*), bildet aber eine, vorn von einem freien quervorspringenden Rande überragte Vertiefung. Mit jener, in Fig. 222 in Verkürzung gesehenen Leiste (*al*) articulirt der Unterkiefer, dessen angularer Vorsprung bei bedeutender Abduction des Kiefers in der Vertiefung des Quadratum Aufnahme findet. Wir übergehen die anderen Theile, indem wir nur eines das Ectopterygoid mit dem Maxillare verbindenden Fortsatzes gedenken, und für den Unterkiefer die Übereinstimmung mit anderen Fischen bekunden.

Bei so bedeutender Übereinstimmung mit dem Schädelbaue der Knochenganoiden und Teleostei treten um so greller die vorgeführten Besonderheiten hervor, denn die sind fast alle fundamentaler Natur, und dürfen nicht mit bloßen Modificationen, wie wir sie sonst überall sehen, zusammengeworfen werden. Der

von Polypterus betretene Weg entfernt sich zwar von den Anfängen, und lässt Manches als Anschluss an höhere Zustände erkennen, aber es kommt dabei zu keiner engeren Beziehung, und man muss sich hüten darin ohne Weiteres Vorstufen der Amphibien zu sehen. Die bei Polypterinen bestehenden Verhältnisse stellen nur einen kleinen, freilich am genauesten erkannten Theil der den Crossopterygiern zukommenden Organisation dar, und so weit deren Kopfskelet bekannt ist, sind dort viele von Polypterinen abweichende Einrichtungen vorhanden.

Von vielen kleinen dermalen Knochenstücken, wie sie an den Orbiten, auch an den Nasenöffnungen vorkommen, erwähnen wir noch eine occipitale Gruppe, welche zwischen den Opercula zu den Parietalia reicht. Sie entbehrt der näheren Beziehungen zum Cranium, da sie zum Cranium ziehende Muskulatur überdeckt, unter welcher die Occipitalregion des Craniums sich erstreckt. Obgleich hinten unmittelbar an die Schuppen des Integuments grenzend, sind jene Stücke doch von den Schuppen verschieden und specialisirter als diese, mit nur angedeuteter Symmetrie.

An die Länge des Unterkiefers schließt sich ventral eine Knochenplatte an, welche functionell die bei Polypterinen fehlenden Radii branchiostegi zu ersetzen scheint. Sie dürfte, dem Kopfskelet fremd, aus dermalen Knochen entstanden sein.

Präorales Skelet.

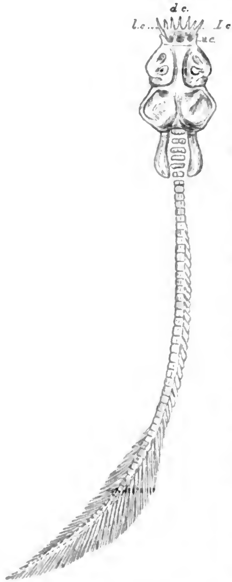
§ 113.

Schon bei den Acraniern zeigte sich vor dem Munde eine mit einem Stützapparate versehene Einrichtung, in verschiedenen Functionen, durch ihre Cirren den Eingang beschützend, mit Empfindung begabt und auch betheiligt beim Nahrungserwerb, durch beides dem Organismus wichtig. Knorpelgewebe lieferte die Unterlage (S. 193). Auch bei Cyclostomen bestehen präorale Gebilde, die nur bei Myxinoiden durch ihre Tentakelform (S. 322) an die Acranierbefunde erinnern könnten, bei Petromyzonten anderer Art sind. Der Versuch, die eine Form mit der anderen in Zusammenhang zu bringen, ist ebenso müssig als die specielle Ausführung einer Verknüpfung beider Cyclostomen-Befunde mit dem von Amphioxus. Es fehlen vermittelnde Formen, und künstliche Constructionen müssen wir für verwerflich halten. Dabei bleibt aber die Einrichtung doch bedeutungsvoll, und wir mögen eher den Mangel engerer Verknüpfung aus der großen Entfernung begreifen, in welcher die Träger jener Einrichtungen zu einander sich befinden, als dass wir sie (gleichfalls eine bloße Annahme) als von einander absolut unabhängig entstandene Bildungen proclamirten.

Dass der Mundöffnung niederer Vertebraten, allgemeiner als die oben angeführten Beispiele bezeugen können, besondere Skelettheile zukommen, geht auch aus dem höchst wichtigen Befunde des von Traquair entdeckten Palaeospondylus hervor. Obgleich für das Kopfskelet wenig mehr als Umrisse bestehen, ist doch ein eine Eingangsöffnung umstehender *Cirren- oder Tentakelkranz* deutlich, und muss mindestens in Knorpeltheilen Stützen besessen haben, wie aus der Art der Erhaltung hervorgeht. Dass dieser Organismus keineswegs den Cyclostomen sehr nahe stand, verleiht jenen Tentakeln höhere Bedeutung, denn sie werden dadurch zu Attributen eines weiteren Organismenkreises. Durch Palaeospondylus empfängt

auch der Versuch, Reste von Mundtentakeln im Bereiche der Gnathostomen nachzuweisen, eine bestimmtere Begründung. Es ist gelungen (POLLARD), in den mannigfachen, aber doch in bestimmter Art angeordneten »Bartfäden« von Stören und vielen Teleostei hierher gehörige Gebilde darzustellen, die freilich structurell bedeutend verändert sind. Bei den Elasmobranchiern und den Dipnoern bestehen diese Gebilde in den Lippenknorpeln. Ich hatte sie vormals als Rudimente von Kiemenbogen betrachtet. Durch die Vergleichung der Muskulatur jener Knorpel, und ihrer Innervation bei Chimaera mit der Muskulatur der Tentakel bei Myxine ergiebt sich eine Homologie dieser Theile und es ist zu ersehen, dass jene Labialknorpel die Reste von Tentakeln vorstellen, welche als Prämaxillar-, Maxillar- und Coronoid-Tentakel bekannt sind (POLLARD). Auch für die Selachier gilt die ähnliche Deutung. Knochenganoiden und Teleostei kommen die Knorpel nur als Rudimente zu oder sie fehlen, auch wenn Tentakel bestehen, die an verschiedene Örtlichkeiten in der Umgebung des Mundes vertheilt sein können, und danach unterschieden sind. Die große Verbreitung dieser Gebilde, die in einzelnen Abtheilungen, wie z. B. bei Siluroiden zu mächtiger Ausbildung gelangen können, aber keineswegs nur an die älteren Formen geknüpft sind, wird verständlicher, wenn man für die einzelnen eine gemeinsame Ererbung statuiren kann, wie es durch die erwähnte Vergleichung der Muskeln und Nerven geschehen ist.

Fig. 223.



Skelet von Palaeospondylus Gunni (restaurirt nach TRAQUAIR), vergrößert.

Wir haben also für die Gnathostomen noch *die Überreste eines präoralen Apparates*, der sein Skelet nur bei Elasmobranchiern und Dipnoern in einigem Umfange zeigt, bei den übrigen nur in minimalen Resten, oder umgebildet in das sehr mannigfach sich darstellende Stützgewebe der Tentakel, deren sensorische Function die Hauptbedeutung darstellt. Indem wir nur noch Reste vor uns haben, in veränderter Function, müssen diese uns genügen, und wir werden davon absehen müssen, die Einrichtung in ihrem anatomischen und physiologischen Umfange zu construiren, denn dass solche Befunde nicht ausschließlich nach den Myxinoiden beurtheilt werden dürfen, lehrt Palaeospondylus, bei welchem das Mundskelet von jenem bei Myxine verschieden sich darstellt.

Ob der bei den Notidaniden vom Präorbitalfortsatz des Craniums entspringende Knorpel, der bei Heptanchus große Selbständigkeit besitzt, zu den erwähnten Knor-

peltheilen zu zählen hat, halte ich noch für fraglich. Wissen wir doch noch nicht sicher, ob nicht in der innigeren Verbindung jenes Knorpels mit dem ihn tragenden cranialen Fortsatze ein primitiverer Zustand vorliegt.

In wie weit der verschwundene Apparat bei den Gnathostomen Beziehungen zu den Kiefern besitzt, ist nicht klarzustellen, denn wir kennen eben von jenem Apparat nur Reste, und bei den Myxinen, bei denen jener besteht, sind die übrigen Organisationsverhältnisse fremd. POLLARD giebt eine Andeutung, dass der Kieferbogen jenem Apparat zugehöre, denn es sei »völlig irrig«, ihn als einen Visceralbogen zu deuten. Wir glauben, in diesem Bogen, dessen Visceralbogenbedeutung man doch nicht so einfach leugnen kann (!), gleichfalls eine Beziehung zum alten Mundskelet zu sehen, allein anderer Art, *indem wir den Untergang jenes Skelets an die Ausbildung des Kieferbogens geknüpft betrachten.* Mit dieser auch in der Entstehung des Gebisses beruhenden Ausbildung entstand eine andere Art der Nahrungsbewältigung und die vielleicht auch activ an jenem Vorgange betheiligten Tentakel traten allmählich von dieser Function zurück, um, so weit sie sich erhielten, in sensible Apparate umgebildet zu werden.

R. H. TRAQUAIR, On the fossils found at Achernarras Quarry. Ann. and Mag. Nat. Hist. (6.) Vol. VI. 1890. Derselbe, A further description of Palaeospondylus Gunni. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinb. Vol. XII. 1893. Derselbe, Still further Contributions to one knowledge of P. G. Ibid. Vol. XII. 1894. H. B. POLLARD, The oral cirri of Siluroids and the Origin of the head in Vertebrates. Zool. Jahrb. Bd. VIII.

Die Berufung auf Palaeospondylus bedarf der Begründung, da die von Cirren oben umstellte Öffnung nicht als Mund-, sondern als Nasenöffnung gedeutet ist. Ich muss sagen, dass die positive Behauptung der einen wie der anderen Deutung mir sehr unsicher scheint, da auch an den übrigen Resten des Kopfskelets keine bestimmten Übereinstimmungen mit anderen Organismen erweisbar sind. Es ist daher auch nicht zu verwundern, dass sogar an Beziehungen zu Froschlarven gedacht ward. Unter diesen Umständen möchte ich jene im Verhältnis zum Kopfe wie zum gesammten Körper bedeutende, von Cirren umstellte Eingangsöffnung als nicht einer Nase, sondern einem Munde oder beiden zugleich angehörig betrachten. Zu einem dem Cyclostomenriechorgan vergleichbaren Verhalten fehlen alle Bedingungen (s. dieses).

Über das Kopfskelet der *Knochenganoiden* und *Teleostei* s. außer L. AGASSIZ. Poissons fossiles. C. VOGT, Embryologie des Salmones: E. ARNDT, De capitis ossei Esocis lucii structura. Diss. Regiom. 1824. J. B. ZÄHRINGER, Descr. sceleti Salmonis farionis. Frib. Brisg. 1829. JOH. MÜLLER, Myxinoiden. I. Derselbe, Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden. Abhandl. d. Berliner Acad. Jahrg. 1844. C. BRUCH, Die Wirbeltheorie des Schädels, am Skelet des Lachses geprüft. Abhandl. d. SENCKENBERG. naturf. Ges. z. Frankfurt a. M. Bd. IV. W. K. PARKER, On the development of the salmons skull. Philosoph. Transactions. Vol. 163. Derselbe, On the development of the skull of Lepidosteus. Philosoph. Transact. Vol. 173. R. H. TRAQUAIR, The cranial anatomy of Polypterus. Journal of Anat. and Physiol. Vol. V. A. J. VROLIK, Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostier. Niederl. Archiv für Zoologie. Bd. I. C. GEGENBAUR, Das Kopfskelet von Alepocephalus rostratus. Morphol. Jahrb. Bd. IV. Suppl. T. W. BRIDGE, The Cranial osteology of Amia calva. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XI. M. SAGEMEHL, Beitr. z. vergl. Anatomie der Fische. I. Das Cranium von Amia calva. Morph. Jahrb. Bd. IX. Derselbe, III. Das Cranium der Characiniden. Morph. Jahrb. Bd. X. Derselbe, IV. Das Cranium der Cyprinoiden. Morph. Jahrb. Bd. XVII. PH. STÖHR, Entwickelungsgesch. des Kopfskelets der Teleostier. Würzb. Festschrift. 1882. GÖLDI (op. cit.). JOH. WALTHER, Die Entw. der Deckknochen am Kopfskelet des Hechtes. Jen. Zeitschr. Bd. XVI. E. FICALBI, Sulla conformatione dello Scheletro cefalico dei pesci murae-noidi italiani. Atti Soc. tosc. nat. Vol. VIII. VAN WIJHE (op. cit.).

Amphibien.

§ 114.

Am Cranium der **Amphibien** blieb der primitive Zustand, von welchem wir bei den Selachiern ausgingen, in so fern vollständiger erhalten, als seine Durchlassstellen für Nerven *mit jenen für den N. vagus abschließen*, und keine ferneren, wie sie bei Selachiern bestanden, vorkommen. Da für die Annahme, dass am Amphibienschädel ein bei den Vorfahren in der Occipitalregion vorhanden gewesener Abschnitt zu Verluste gegangen sei, durchaus kein Grund besteht (auch die Ontogenese bietet dafür keinen Anhaltspunkt), so werden wir in Bezug auf die occipitale Ausdehnung den Amphibienschädel als einen niederen Zustand festhaltend ansehen müssen, als jener vieler Selachier (oder Haie) ist. Wir finden dadurch die Vorstellung, dass das primitive Cranium sich nur mit der Vagusöffnung abschließe, also mit dem Durchlasse des letzten, den Kiemenapparat versorgenden Nerven, durch eine neue Thatsache begründet. Dem Überschreiten dieser Grenze, wie es bei Haien bestand, und auch bei Ganoiden und Teleostei in dem Anschlusse einiger oberen Bogen an die Occipitalregion sich darstellte, ist hier durch die Lösung des Craniums aus dem Continuitätsverbande mit der Wirbelsäule, mittels einer occipitalen Articulation ein Ziel gesetzt. Dasselbe Moment trafen wir auch bei den Rochen (S. 326), mit dem Mangel occipitaler Ausdehnung des Craniums zusammentreffend, wenn das auch einen secundären Zustand darstellen mag.

Vom *Knorpelcranium* kommt bei allen Amphibien in der Larvenperiode ein nicht unansehnlicher Theil zur Anlage, die um das vordere Ende der Chorda entsteht, und sich von da nach vorn mit den beiden Basalleisten (Trabekeln) eine Lücke umfassend, fortsetzt. Die Anlage tritt aber nicht mehr continuirlich auf, sondern an verschiedenen Stellen, von denen aus eine allmähliche Vereinigung geschieht (Stöhr). Es wäre aber irrig, diesen Theilen desshalb eine phylogenetisch selbständige Bedeutung zuzumessen, da sie vielmehr nur jene Örtlichkeiten bezeichnen, an denen das Primordialcranium phylogenetisch frühzeitig massivere Wände erlangt hatte. Bis gegen die Ethmoidalregion ergeben sich keine bedeutenden Differenzen vom Knorpelcranium der Fische. Aber an jener Region hat eine bei den meisten Amphibien bedeutende Verbreiterung stattgefunden, welche in der beträchtlichen Ausbildung der aus der Nasengrube der Fische entstandenen Nasenhöhle entsprang. Die Ethmoidalregion nimmt die Nasengruben auf, welche sich in ihr mit den Complicationen ausbilden, die wir beim Riechorgan betrachten. Während bei den Anuren und Salamandrinen der craniale Knorpel die Nasenhöhlen oben continuirlich umwandet, erscheint dieses Dach bei den Ichthyoden wie bei den Dipnoern mehrfach durchbrochen. Ein jederseits auftretendes Knorpelstück hat selbständige Bedeutung, das *Palatoquadratum*, welches vor der Labyrinthregion dem Cranium angeschlossen wird und sich bei vollständiger Ausprägung mit seinem vorderen Ende nochmals dem Cranium und zwar in der Präorbitalregion anfügt. Mit dem Palatoquadratknorpel articulirt der knorpelige Unterkiefer. In dieser Form

zeigt sich das knorpelige Kopfskelet am meisten mit dem der Knochenganoiden und Teleostei in Übereinstimmung, und hat sich durch die Trennung der bei Selachiern unter einander verbundenen Vorderenden des Palatoquadratum von jenem der Selachier und Störe entfernt, sowie es auch jenem der Chimären dadurch fremd ist, dass das Palatoquadratum nicht in größerer Längenausdehnung craniale Verbindung gefunden hat.

Bei dem directen Anschluss des Palatoquadratum an das Cranium hat der bei den Fischen zum Hyomandibulare ausgebildete proximale Abschnitt des Hyoidbogens seine Bedeutung verloren und wird immer mehr rudimentär. Wir begegnen ihm in einem kleinen eine Lücke des Primordialcraniums bedeckenden Knorpelchen, dem *Operculum*, von dem noch ein bald knorpeliger bald ligamentöser Fortsatz ausgeht, der im ersteren Falle als *Columella* bezeichnet wird.

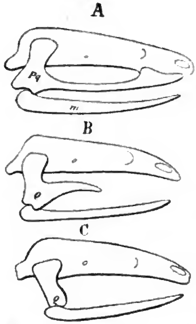
Diese Reduction ist als *Folge der an den Respirationsorganen aufgetretenen Veränderungen* zu beurtheilen. Die Beschränkung der Kiemen auf die ersten freien Lebenszustände, das Larvenstadium der Amphibien, hat die Entstehung eines Schutzapparates der Kiemen, wie er im Skelet des Kiemendeckels bei Fischen sich ausgebildet hatte, unterdrückt, und ein nur membranöser Kiemendeckel versieht bei den Amphibien dessen Stelle. *Mit dem Verluste des Kiemendeckelskelets verliert aber auch das Hyomandibulare einen großen Theil seiner Function*, und es wird dessen Rückbildung verständlich, die bereits ontogenetisch besteht. Die Perennibranchiaten können nicht als Einwand gegen diese Auffassung gelten, denn sie stellen nur einen Rückschlag auf den primitiveren Zustand vor, aus caducibranchiaten Zuständen hervorgegangen (BOAS), wie an anderer Stelle erörtert wird. Dass an diese Rückbildung des Hyomandibulare die Erhaltung des Palatoquadratum und seine Ausbildung sich eng anschließt, wird aus der Fortdauer der Function dieses den Unterkiefer tragenden Skelettheiles erklärbar. Das Hyomandibulare bietet auf seinem regressiven, durch jene Veränderungen bestimmten Weg keine Stütze für das Palatoquadratum, welches eine solche von nun an direct am Cranium gewinnt.

Die aus veränderter Lebensweise entspringende bedeutende Veränderung des Wirbelthierorganismus, wie sie mit dem Übergange vom Aufenthalte im Wasser in jenen auf das Land sich vor Allem in den Verhältnissen der Athmungsorgane kundgiebt, wirkt also auch mächtig auf die Umgestaltung des Kopfskelets, dessen Grundzüge, so weit sie neue Zustände bieten, davon abzuleiten sind. Aber nicht bloß durch die Ausbildung wird sie wichtig, denn auch in den der Rückbildung verfallenden Theilen erscheint die Vorbereitung zu einer neuen und höheren Function, indem Operculum und Columella zu Hilfsorganen des Hörapparates sich gestalten.

Innerhalb der Amphibien giebt eine beträchtliche Verschiedenheit im Verhalten der einzelnen Bestandtheile des knorpeligen Kopfskelets der auch hier waltenden Divergenz der großen Abtheilungen Ausdruck, und man darf nicht vergessen, dass die lebend erhaltenen nur einige Äste eines reich verzweigten Stammes sind. Bei allen macht sich die Reduction des Knorpelcraniums durch früher oder später an ihm auftretende Knochen geltend. Die Knorpeldecke der Hirnkapsel

bleibt in großer Ausdehnung durchbrochen (Fig. 225) und auch an der Basis besteht eine beträchtliche Lücke bei den Urodelen, bei welchen überhaupt die Ausbildung des Knorpelcraniums durch die Knochenentfaltung früher als bei den Anuren gehemmt wird. Die basale Lücke ist aber auch noch bei Anuren oftmals sehr klein vorhanden. Am vollkommensten stellt sich die Occipital- und die Labyrinthregion sowie die Ethmoidalregion knorpelig dar. Die letztere bildet zugleich die Nasenkapsel, welche bei Ichthyoden eine Art von Selbständigkeit erlangen kann, indem sie, mit theilweise durchbrochener Wandung versehen, dem Vorderende des Craniums lateral wie angefügt erscheint (Menobranchus, Fig. 230 *B*). Dieser Befund erinnert an die Dipnoer (S. 360), es bestehen aber in der Gesammtorganisation Gründe, in jener Ähnlichkeit eine Convergenzerscheinung zu sehen.

Fig. 224.



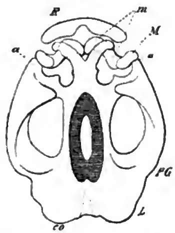
Schemata für die Reduction des Palatoquadratknorpels. *A* Anuren. *B* Salamandrinen. *C* Ichthyoden.

Am Palatoquadratum bieten die Urodelen nicht geringe Veränderungen. Es beschränkt sich größtentheils auf das Quadratstück und der vordere Fortsatz (Proc. pterygoideus genannt) besteht nur eine kurze Strecke weit (Salamandrinen) und erreicht nur in seltenen Fällen (Ranodon) die Ethmoidalgegend. Er ist vom Quadratum sogar gesondert (Menopoma) und zeigt darin den Verlust seiner Function, der in dem gänzlichen Fehlen des Fortsatzes noch deutlicher sich darstellt (Menobranchus, Proteus). Es ergiebt sich somit eine Reductionsreihe, welche in nebenstehender Figur bei seitlicher Ansicht des Schädels zum Ausdrucke kommen soll. Diese Rückbildung — denn so muss die Erscheinung angesichts des bei Anuren herrschenden Befundes gedeutet werden — ist zum Theil wieder von der Ausbildung knöcherner Theile ableitbar. Dass jener Fortsatz bei Salamandrinen relativ spät erscheint, könnte die Meinung, dass die Salamandrinen ein Ichthyodenstadium durchliefen, entstehen lassen, so dass bei diesen der Ausgang bestände, aber es lehren die Anuren, dass jener Fortsatz als ein dem Amphibienstamme zukommendes Erbstück zu gelten habe, und dass das spätere Auftreten eine regressive Erscheinung sei, welche nicht zur Ausbildung, sondern zur gänzlichen Sistirung der Entstehung jenes Fortsatzes führt. Die Ablenkung des Fortsatzes von der ursprünglich dem Palatoquadratum zukommenden Richtung hat ihn in Concurrenz mit dem späteren Auftreten als etwas Besonderes betrachten und als *Pterygoidfortsatz* bezeichnen lassen.

Am vorderen, die Mundöffnung umgebenden Theile des knorpeligen Kopfskelets kommt bei den Anuren für die Dauer der Larvenperiode eine bemerkenswerthe Umgestaltung zu Stande, welche mit der Art der Ernährung in Zusammenhang steht. Vor den beiden in die Ethmoidalregion sich erstreckenden Fortsätzen

scheint ein paariger Knorpel in die Oberlippe gesenkt, daher als *oberer Labialknorpel* oder *Rostrale* (Fig. 225 *R*) bezeichnet. Er gehört in die Kategorie präoraler Skeletgebilde (vergl. § 113), wohin vielleicht auch noch manche Vorsprünge zählen, die am Knorpelcranium beobachtet sind (GAUPP). Er wird aber zur Unterlage einer hornigen Bedeckung, die als Kauapparat mit einem anderen ähnlichen zusammenwirkt, welcher vom Unterkiefer ausgeht. Der von der weit nach vorn gerückten Articulationsstelle des Palatoquadratum ausgehende Knorpel hat seinen medialen Abschnitt in ein abwärts gebogenes Stück (*m*) geformt, welches mit dem anderseitigen gleichfalls Hornzähnchen trägt und, vom Anfangsstücke des Unterkiefers (*M*) abgegliedert, die Rolle spielt, welche sonst dem gesammten Unterkiefer zukommt. Die Ausbildung dieses eigenen Kieferapparates muss auf die Gesammtorganisation der Anurenlarven bezogen werden, *bei welchen der secundär entstandene Apparat der inneren Kiemen den primitiven Oberkiefer* (Palatoquadratknorpel) *derart weit nach vorn verschoben* und dabei in der Gestalt modificirt hat, dass das Mandibulargelenk in der Präfrontalgegend des Craniums sich findet. Daraus entsprang für den Unterkieferknorpel dessen **s**-förmige Krümmung, wodurch zugleich nur der mediale Abschnitt zur Function als Kiefer gelangt und der laterale nur als Verbindungsstück dient. Da aber dadurch, sowie durch die ventral gerichtete Krümmung jenes abgegliederten Mandibulartheiles nichts von den primitiven oberen Kiefertheilen zur Gegenleistung gelangt, treffen wir den Rostralknorpel in dieser Function ausgebildet. Es liegt also hier eine einen bedeutenden Theil des Kopfskelets umgestaltende Anpassung vor, die mit dem Aufhören der Causalmomente wieder verschwindet. Dann gelangt der Gelenktheil des Quadratknorpels successive nach hinten und der nur als Verbindungsstück des unteren Labialknorpels bestandene Unterkieferknorpel gewinnt eine längere Gestalt, an seinem medianen Ende den rudimentär gewordenen Labialknorpel — der jetzt ein Mentomandibularstück vorstellt — tragend, und dadurch je mit dem anderseitigen im Zusammenhang.

Fig. 225.



Cranium einer Anurenlarve von oben. *L* Labyrinthregion. *PG* Palatoquadratum. *a* Gelenktheil. *M*, *m* Mandibel. *R* Rostralknorpel. *co* Occipitalgelenk.

In der Ethmoidalregion kommt, theils durch Durchbrechung der Wand der Nasenhöhle, ein sehr complicirtes Stützwerk zur Entwickelung, welches theilweise in den ausgebildeten Zustand übergenommen wird. Ob die Rostralknorpel in der Ethmoidalregion Verwendung finden, ist zweifelhaft.

Vom knorpeligen Primordialcranium der Amphibien geht in den einzelnen Abtheilungen ein sehr verschieden großer Theil in den ausgebildeten Zustand über, am wenigsten, wie es scheint, bei den Gymnophionen.

Noch ein Skeletgebilde ist hier anzuführen. In der Labyrinthregion entsteht eine bei manchen Anuren (Pipa, Dactylethra) knorpelig bleibende Platte an Stelle des »Trommelfells« (A. F. J. C. MAYER), von welcher sich bei anderen Anuren

ein ringförmiger Theil (*Annulus tympanicus*) erhält, denn wir sehen die Platte als den primitiveren Zustand an, der in der anderen Form eine Umbildung erfuhr. Da wir in jener Kopfregion nur bei Selachiern freie, d. h. nicht dem Cranium angehörige Knorpeltheile finden, die Spritzlochknorpel, wird jene Knorpelplatte von einem solchen abgeleitet werden müssen (W. K. PARKER), der bei den uns bekannten Ganoiden und wohl bei allen Teleostiern verloren ging, dagegen sich auf den Amphibienstamm vererbte, wo er aber nur bei Anuren erhalten blieb. In einer neu übernommenen Leistung im Dienste des Gehörorgans erfolgte die Umwandlung der Platte, von welcher nur der Rand noch knorpelig sich in dem genannten »Annulus« darstellt, der übrigens nicht als einfacher Ring zu denken ist (s. bezüglich des tympanalen Apparates beim Gehörorgan).

Aus den ersten Zuständen des Craniums der Gnathostomen ist die knorpelige Grundlage des Amphibiencraniums zwar nicht mehr in dem vollen Umfange des dort gegebenen Bestandes, aber doch mit allen wesentlichen Theilen hervorgegangen. Knorpelige Schädelkapsel und die beiden Hauptabschnitte des primitiven Kieferbogens, Palatoquadratknorpel und Unterkiefer, bilden mit einem Abkömmlinge von Knorpelradien jenes Bogens den Ausgangspunkt. Manches ist davon schon bei einem Theile der Amphibien in Reduction oder völlig verschwunden, aber es ist von Wichtigkeit, dass jener Befund innerhalb des Stammes vorhanden ist und dadurch die Verknüpfung mit höheren Organisationen darbietet.

Ob die Beschränkung des Knorpelcraniums auf den in Bezug auf die mit umschlossenen Nerven primitiveren Umfang dem gesammten Amphibienstamme gemeinsam ist, kann für jetzt noch nicht behauptet werden. Für die untergegangenen Glieder jenes Stammes sind jene Punkte nicht ermittelt, und wenn selbst für Manche Wahrscheinlichkeit besteht, dass ihr Cranium dieselbe axiale Ausdehnung besaß, so kann daraus noch nicht auf die anderen gefolgert werden.

Dass die dorsale Lücke des Knorpelcraniums der Präfrontallücke der Selachier entspricht, d. h. aus dieser hervorging, halte ich nicht für erwiesen. Besteht doch auch am Boden eine Lücke, die nicht auf Selachier beziehbar ist.

Die Entstehung des *Operculums* in einer sich mehrfach verändernden Lücke der Labyrinthkapsel des Primordialcraniums (GAUPP), und nicht aus dem letzteren selbst, ist von großer Wichtigkeit, weil sie diesen Theil als einen dem Cranium ursprünglich fremden darstellt, als welcher er auch durch seinen Anschluss an die dem Hyoidbogen entstammende »*Columella*« erscheint. Wenn wir diese Skelettheile mit dem Hyomandibulare der Fische vergleichen, so muss die Articulationsstelle des letzteren am Cranium der Fenestra ovalis der Amphibien entsprechen. Die Lage der letzteren ist nun im Allgemeinen eine andere, mehr nach unten und hinten zu, an der Grenze des Prooticum. Aber diese Verschiedenheit wird bei genauerer Betrachtung sehr gemindert, denn wir finden jene Articulationsstelle bei nicht völlig ossificirtem Cranium auch auf den ans Prooticum grenzenden Knorpel oder auch auf das letztere selbst ausgedehnt, und die Inbetrachtnahme der bei Amphibien begonnenen Reduction des Labyrinthes sowie der am Operculum bestehenden Reduction lässt jene Lageverschiebung völlig verstehen.

Die *Umbildung der Mundtheile der Anuren* für die Dauer des Larvenlebens wird an die auch bei Urodelenlarven bestehenden Einrichtungen anzuknüpfen sein, da bei Siredon eine ganz ähnliche *Krümmung* des knorpeligen Unterkiefers vorkommt (W. K. PARKER). Es liegt somit hier ein gemeinsames Verhalten vor, aus dem bei den

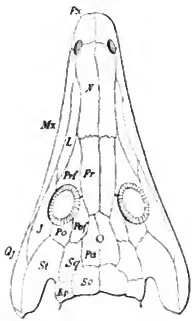
Anuren jene eigenthümliche Sonderung entsprang, indess bei Urodelen die Einheitlichkeit des Mandibularknorpels conservirt blieb. Ob darin Beziehungen zu den Cyclostomen zu erblicken sind, wie sie PARKER u. A. annehmen, möchte ich für zweifelhaft halten. Alle in Betracht kommenden Skeletgebilde gehen von Gnathostomenzuständen aus.

Über das Knorpelcranium der Amphibien s. außer den weiter unten citirten Schriften über das Kopfskelet der Amphibien vorzüglich: PH. STÖHR, Zur Entwickelungsgesch. d. Urodelenschädels. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XXXIII. Derselbe, Zur Entw. des Anurenschädels. Ibidem. Bd. XXXVI. E. GAUPP, Primordialcranium und Kieferbogen von Rana fusca. Morphol. Arbeiten. Bd. II.

§ 115.

Von den bei Fischen am Kopfe aufgetretenen Knochen blieb bei den Amphibien nur ein Theil erhalten als Zeugnis der Herkunft. Er findet seine Anordnung theils an den Oberflächen des Knorpelcraniums, theils, damit im Zusammenhang, auch an anderen Theilen des Kopfes. Wie bei Ganoiden und vielen Teleostei erscheint eine continuirliche Panzerung der Oberfläche und stellt den bei *Stegocephalen* herrschenden primitiven Zustand vor, in welchem nur die Orbita und die Nasenöffnung frei von Knochenplatten bleiben (vergl. Fig. 226). In der Hauptsache ergiebt sich für die verschiedenen Abtheilungen eine Übereinstimmung, wenn auch mit manchen, hier nicht zu berücksichtigenden Differenzen. Es sind hier zu den die Oberfläche des eigentlichen Craniums deckenden Knochen noch solche in engere Verbindung getreten, welche bei Fischen, mehr oder minder beweglich, der seitlichen Kopfregion angehörten. Somit sind die seitlichen Regionen des Craniums hier von einem Panzer bedeckt, der unbeweglich ward, weil das seine craniale Articulation bildende Hyomandibulare in andere Function gelangte (S. 367). Sie werden nicht mehr von ihm getragen. Gegen diese Ausbildung eines dermalen Kopfpanzers contrastiren die Befunde der lebenden Amphibien in hohem Grade. Bei der Mehrzahl finden sich die Knochen nicht sowohl im Integument als unter demselben, und, was wir als sehr wichtig betrachten, es ergeben sich am Cranium der knöchernen Bedeckung entbehrende Lücken. Der Erwerb derselben knüpft an die schon vorhandene Orbitallücke an, die, sich weit nach hinten in die Schläfenregion erstreckend, eine Orbitotemporallücke vorstellt. Ein Theil davon kann mehr oder minder vollständig (durch das Squamosum) abgegrenzt sein und findet in einer schwachen Spange den unteren Abschluss. Geht so bei den meisten lebenden Amphibien eine Reduction der

Fig. 226.



Schädel von Archegosaurus Decheni von oben. *So* Supraoccipitale. *St* Supratemporale. *Pof* Postfrontale. *J* Jugale. *Qj* Quadratojugale. *L* Lacrymale. Andere Bezeichnungen wie früher. (Nach H. CREDNER.)

knöchernen Theile vor sich, wie eine solche uns auch am Knorpelcranium begegnete, so ist, wenigstens in einer kleinen Abtheilung, die Vollständigkeit der Knochenbedeckung erhalten geblieben, wenn auch auf Kosten der Zahl der einzelnen Theile (Gymnophionen).

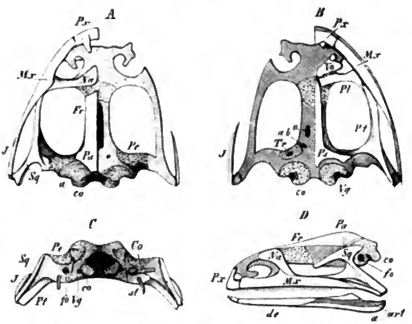
Am Knorpelcranium ist die seitliche Hinterhauptsregion allgemein verknöchert und das jederseits daraus entstandene *Occipitale laterale* bildet den Condylus für das Occipitalgelenk und wird von der Austrittsöffnung des N. vagus durchsetzt. Durch diese beiden Knochen wird das Foramen occipitale größtentheils umschlossen und zwischen ihnen erhält sich oben wie unten ein Rest des Primordialcraniums von verschiedener Ausdehnung. Weder ein Occipitale superius noch ein Basioccipitale kommt zur Ausbildung, und was als jene beschrieben ward, sind entweder Abschnitte der ausgedehnteren Occipitalia lateralia oder jene Knorpeltheile, also gar keine Knochen. Auch eine Synostose der beiden Occipitalia lateralia kommt in manchen Fällen basal vor (z. B. bei Cryptobranchus). An der an die Occipitalregion angeschlossenen Labyrinthregion bildet das *Prooticum* die bedeutendste Ossification. Es begrenzt von vorn her eine bereits mit der Anlage des Knorpelcraniums entstehende Lücke, die *Fenestra ovalis*, welche lateral und abwärts gerichtet von dem oben erwähnten Operculum geschlossen wird, und kann auch zu einer vollständigeren Umschließung jener Öffnung gelangen, indem es mehr gegen das Occipitale laterale im Knorpel sich ausdehnt. Dem N. trigeminus bietet es an seinem Vorderrande eine Durchlassstelle, welche in der mehr oder minder vollständigen knöchernen Umgrenzung das verschiedene Maß der Ausdehnung der Ossification ausspricht. Wenn dazu bei Ichthyoden und Derotremen noch einige Knochen, als *Epioticum* (Occipitale externum), *Opisthoticum* und *Pteroticum* (W. K. PARKER) gedeutet, hinzutreten, so sind sie als Reste bei Fischen ausgedehnterer Knochenbildungen anzusehen. Aber von den letztgenannten ist nur noch das Epioticum von Belang, indem es bei den Stegocephalen als äußere Knochenplatte lateral von dem für das Occipitale superius gehaltenen Dermalknochen besteht (vergl. Fig. 226).

Vor dem Prooticum in der Orbitalregion zeigt sich eine bei den Urodelen paarige Knochenbildung, welche als *Orbitosphenoid* gedeutet ist. Bei Anuren fehlt dieser Localität eine Knochenbildung, dagegen findet sich bei ihnen weiter nach vorn zu, gegen die Ethmoidalregion, eine continuirliche Ossification, welche hier das Cavum cranii abschließt (*Sphenethmoidale*, W. K. PARKER, Os en ceinture, CUVIER), ist aber wohl von einer Wanderung des Orbitosphenoid nach vorn zu abzuleiten, die vielleicht mit der Umgestaltung im Bereiche des Kieferapparates der Anuren in Connex steht. Bei den Gymnophionen ist dieser vordere Abschnitt mit der gesammten Ethmoidalregion ein einheitlicher Knochen (*Ethmoidale*), mit welchem bei manchen Gattungen sogar noch andere, sonst ihm nur angelagerte Knochen verschmelzen können. In der gesammten Erscheinung erkennen wir die verschiedengradige Ausdehnung einer am Vordertheile des Craniums aufgetretenen Knochenbildung, welche nach dem Maße jener Ausbreitung verschiedene Benennungen erhielt. Der Befund schließt sich in seiner extremen Form an das

Verhalten von *Polypterus* (S. 361), bei welchem das Übereinstimmende bereits von Traquair erkannt wurde.

Alle diese am Cranium entstandenen Knochen haben das Gemeinsame, dass sie ihre Ausbildung mehr oder minder auf Kosten des Knorpels erlangen, der durch sie ersetzt wird, wenn sie auch von dessen Oberfläche her ihre Genese nehmen. Dazu kommt am Schädeldache eine dem Cranium noch wenig innig verbundene Serie von Knochen. Zwei *Parietalia* nehmen die hintere Region des Craniums ein und sind in verschiedener Ausdehnung nach vorn zu, wo sie an die *Frontalia* grenzen, vor denen noch in verschiedener Art die die äußeren Nasenöffnungen begrenzenden *Nasalia* zu treffen sind. In der bei mancher Verschiedenheit des Umfanges dieser Knochen gegebenen Beständigkeit liegt ein Fortschritt gegen deren Verhalten bei Fischen, wenn auch bei den Anuren durch das Bestehen einheitlicher *Frontoparietalia* eine Ausnahme besteht (Fig. 227 *A*). Die Parietalia der fossilen Stegocephalen begrenzen ein medianes Foramen parietale, welches bei den lebenden Amphibien verschwunden ist. Hinter ihnen treffen sich auch noch zwei meist kleine Knochenplatten (*Occipitalia superiora*, Fig. 227), welche den lebenden gleichfalls nicht mehr erhalten sind. Ob das mit dem Mangel eines am Knorpelcranium entstandenen Occipitale superius im Zusammenhang steht, ist mindestens zweifelhaft, denn wir mussten diesen Knochen aus Ossificationen von Dornfortsätzen dem Cranium angeschlossener Wirbel ableiten (S. 346). Für die gleichfalls bei fossilen Amphibien bestehenden, lateral angeordneten Knochenplatten, welche meist als *Supratemporalia* aufgeführt werden, ist ungewiss, ob sie von den Supraclavicularia der Fische abstammen, welche beim Schultergürtel aufzuführen sind. Auch andere den Stegocephalen zukommende Knochen des Schädeldaches (vergl. Fig. 226) sind nicht mehr vorhanden,

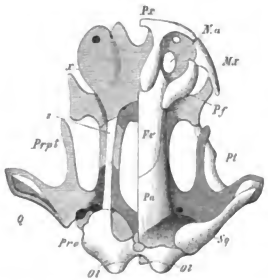
Fig. 227.



Schädel des Frosches. *A* von oben, *B* von unten, *C* von hinten, *D* seitlich. In *A* und *B* sind von der rechten Hälfte des Craniums die Deckknochen entfernt, so dass das Primordialcranium mit seinen Ossificationen vollständig sichtbar wird, in *A* mit der Lücke am Dache der Schädelhöhle. *Pa*, *Fr* Parietofrontale. *Na* Nasale. *Ps* Parasphenoid. *Sq* Squamosum. *Pt* Pterygoid. *Pl* Palatinum. *Vo* Vomer. *J* Quadratojugale. *Mx* Maxillare. *Px* Praemaxillare. *o* Occipitale laterale. *Pe* Petrosum. *co* Condylus occipitalis. *Co* Columella. *fo* Fenestra ovalis. Austrittslöcher von Nerven: *O* Opticus. *ab* Abducens. *Tr* Trigeminus. *Vg* Vagus. Am Unterkiefer: *da* Dentale. *a* Angulare. *Art* Articulare.

wie das *Postorbitale*, während ein *Praefrontale*, in die Ethmoidalregion sich erstreckend, bei manchen Gymnophionen (Ichthyophis [Fig. 232] und Menotyphlus) sowie bei Urodelen ziemlich allgemein erhalten ist. Bei den genannten Gymnophionen ist auch das allen übrigen Amphibien abgehende Postfrontale erkannt. Ein den Stegocephalen noch allgemein zukommendes *Lacrymale* (Fig. 226) scheint bei Urodelen im Praefrontale aufgegangen zu sein. Selbständig erhält es sich nur in wenigen Fällen (Ranodon, Ellipsoglossa, Wiedersheim). Da es sich bei dem Charakteristicum dieses Skelettheiles um die Beziehung zum Thränennasengang handelt, dieser selbst aber ein Erwerb der Amphibien ist, wird im Lacrymale kein absolut neuer Skelettheil, sondern die Specialisirung eines der bei Fischen als »Buccalknochen« bezeichneten Stückes zu erblicken sein.

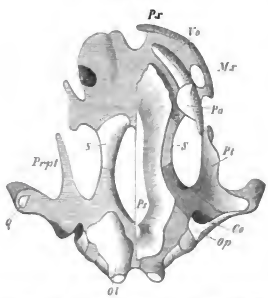
Fig. 228.



Schädel von Siredon, 2/1, von unten, auf der einen Hälfte ist das Primordialcranium dargestellt. *s* Sphenethmoidale. *Sq* Squamosum. *Prpt* Processus pterygoideus. *N* Nasale. Andere Bezeichnungen wie bei Fischen.

In dem Knochencomplexe des *Kiefergaumenapparates* und seiner Verbindung mit dem Cranium ergiebt die Vergleichung mit den Fischen bedeutendere Veränderungen, die theilweise schon am Knorpelcranium Ausdruck fanden.

Fig. 229.



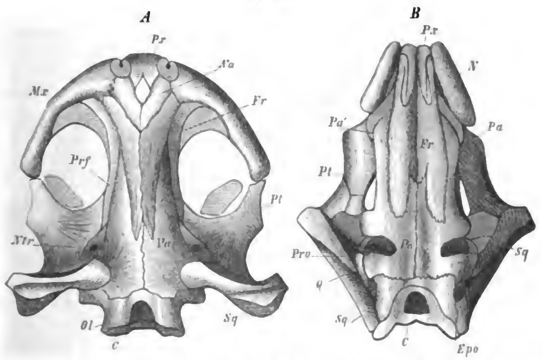
Cranium von Siredon von oben, rechts sind die Deckknochen entfernt. *Prpt* Processus pterygoideus. *Op* Operculum. *Co* Columella. Andere Bezeichnungen wie bei Fischen.

Bei den Urodelen erstreckt sich von dem kleinen *Operculum*, welches bei vielen durch seine Ossification die Abstammung von einem knöchernen Skelettheile bekundet, der auch durch ein Ligament vertretene Fortsatz zum Quadratknorpel. Bei den Anuren setzt sich das knorpelige Operculum in ein längeres ossificirendes Stäbchen fort, die *Columella*, welche Theile beim Gehörapparat näher zu betrachten sind. Es sind somit *zwei*, in beiden Abtheilungen different sich verhaltende Skelettheile an der Stelle des Hyomandibulare, beide unter einander in enger Verbindung, wie die Columella der Anuren lehrt, und aus der Reduction des erstgenannten Knochens ableitbar. Ob dabei das Operculum dem Hyomandibulare

im engeren Sinne und die Columella einem Symplecticum entspricht, mag noch offene Frage bleiben. Immerhin darf aber darauf hingewiesen werden, dass in dem Anschlusse des der Columella entsprechenden knorpeligen oder ligamentösen Fortsatzes an das Palatoquadratum eine Übereinstimmung mit dem Symplecticum der Fische liegt. Ein überaus wichtiges Verhalten bietet das Operculum bei Gymnophionen (Ichthyophis), indem es mit der Columella zusammen ein einheitliches Knochenstück bildet, welches von einer Arterie durchbohrt ist und damit einen höheren Zustand ebenso andeutet, wie durch seine Articulation mit dem Quadratum (SARASIN). Es ist daher als *Stapes* zu bezeichnen.

Nachdem das Hyomandibulare keine Stützfunction für den Kieferstiel erlangt hat, ruht diese im Quadratknorpel, an welchem der Gelenktheil in verschiedenem Maße ossificirend das *Quadratum* entstehen lässt. Es zeigt sich in den einzelnen Abtheilungen in verschiedener Stellung. Lateral und nach hinten gerichtet ist es bei Anuren, mehr nach außen bei Salamandrinen und nach vorn bei Ichthyoden, während es bei Gymnophionen abwärts steht. In allen Fällen beherrscht es die allgemeine Gestaltung des Schädels. Von Bedeutung ist ein Fortsatz, den es bei Ichthyophis dem Stapes entgegensendet (Processus oticus, SARASIN), mit ihm durch ein Gelenk verbunden, der erste Zustand einer Einrichtung, welcher bei den Säugethieren zur allgemeinen Herrschaft gelangt. Auf den Quadratknorpel setzt sich vom Schädeldache her ein bedeutender Knochen fort, das *Squamosum* (*Sq*), bei den Anuren besitzt es Beziehungen zum Trommelfell.

Fig. 230.



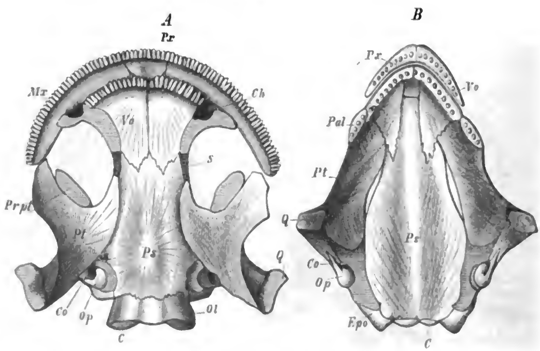
Cranium von oben: *A* von Cryptobranchus. *B* von Menobranchus. Die Durchbrechungen der Nasenkapsel sind nicht mit dargestellt. Bezeichnung wie frühere Figuren.

An den *die Mundhöhle begrenzenden Knochen* des Kopfskelets hat sich der ursprüngliche Vorgang der Entstehung knöcherner Skelettheile erhalten, *indem sie*

von Zahnbildungen hervorgehen (O. HERTWIG) (vergl. S. 155). In der Schleimhaut gebildete Zähnchen verschmelzen basal unter einander und lassen damit eine knöcherne Platte entstehen, welche den Ausgangspunkt des später an dieser Stelle sich treffenden Knochens bildet. Dieser schlägt allmählich seine eigene Ausbildung unabhängig von Zähnchen ein, welche ihn hervorriefen. Diese können sogar verloren gehen und der Knochen bleibt zahnlos, oder es gehen aus der Schleimhaut neue Zähne hervor, welche auch, wieder zu Platten verschmelzend, einen secundären Besatz darstellen können, welcher mit der ersten Entstehung des Skelettheiles nichts zu thun hat.

An der Basis cranii tritt das *Parasphenoid* als umfänglicher Knochen auf und trägt zuweilen noch einen Zahnbesatz (bei manchen Salamandrinen). Mit dem paarigen *Vomer*, welcher sich in der Ethmoidalregion entfaltet und in verschiedener Ausdehnung über den Vordertheil des Parasphenoid erstreckt, hat letzteres den bedeutendsten Antheil an der Bedachung der Mundhöhle bei Urodelen (Fig. 231), während beide Knochen bei den Anuren von minderem Umfange sind. Durch die schmalere Gestalt seines Vordertheils kommen aber am Parasphenoid der letztgenannten die lateralen Fortsätze des Knochens zu vollständigerem Ausdrucke und verleihen dem Knochen eine an das Verhalten bei Fischen erinnernde Gestalt. Er erhält sich nicht allgemein selbständig, indem er mit dem Palatinum verschmilzt (bei Triton durch O. HERTWIG nachgewiesen).

Fig. 231.



Schädel von oben: *A* von Cryptobranchus japonicus, *B* von Menobranchus lateralis (2/1) von unten.

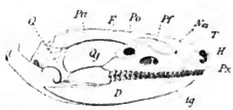
An der Bedachung der Mundhöhle ist lateral ein ansehnliches *Pterygoid* (Fig. 231) betheiligt, welches wohl aus dem Ectopterygoid der Fische hervorging.

Es erstreckt sich nach vorn auf den knorpeligen Pterygoidfortsatz (Salamandrinen) oder auf den entsprechenden Abschnitt des Palatoquadratum (Anuren). Pterygoid und Squamosum erhalten sich bei Gymnophionen nicht mehr gesondert. Ob sie mit dem Quadratum vereinigt sind, muss noch unentschieden bleiben. Bei Ichthyoden enthält sein vorderer Abschnitt das Palatinum (Proteus, Menobranchus), worin ein niederer Zustand gesehen werden kann, da es mit diesem auch bei anderen Amphibien in der Anlage zusammenhängt (O. HERTWIG). Dieses Pterygo-palatinum kann aber doch seine beiden Abschnitte äußerlich unterscheiden lassen, wie bei Menobranchus (Fig. 231 *B*, *Pt*, *Pal*).

Mit der Erhaltung des vorderen Abschnittes des Palatoquadratknorpels bei Anuren steht auch jene eines selbständigen *Palatinum* in Connex. Es stellt meist einen in die Quere gelagerten, bis zur Ethmoidalregion sich erstreckenden Knochen vor (Fig. 227 *B*, *Pt*, *Pl*), der auch manchen Urodelen noch zukommt (Siredon), wo er lateral und hinten dem Vomer sich anschließt (Fig. 229), indess er im Amblystomazustande, in gleicher Weise auch bei Triton, mit jenem die Verschmelzung einging. Aus einer solchen entspringt auch das einheitliche *Vomeropalatinum*, wie es den Urodelen zukommt. *Dieser Zustand steht in Connex mit der Reduction des Palatintheiles des knorpeligen Palatoquadratum*, dessen Function verloren geht, wenn der immer am Cranium eine Unterlage besitzende Vomer das Palatinum aufgenommen hat.

Von den knöchernen Kiefertheilen wird der bereits bei den Fischen erworbene Anschluss ans Cranium allgemein festgehalten und das Kopfskelet zu größerer Einheitlichkeit gebracht. Die *Praemaxillaria* (Figg. 227—229 *Px*) treten zwischen den Maxillaria als Intermaxillaria (Fig. 227 *A*, 228, 230) auf und bilden einen gegen die Nasalia gerichteten Fortsatz, welcher auch die Frontalia erreichen kann. Sehr klein bei Siren, sind sie bei Amphiuma, auch bei Cryptobranchus (Fig. 230 *A*), in Concrescenz getroffen, auch bei Triton, wo sie in der Anlage noch paarig sind. Der Hauptantheil an der Begrenzung des Kieferrandes kommt den *Maxillaria* (*Mx*) zu, welche nur bei einigen Ichthyoden vermisst werden (Proteus, Menobranchus). Sie erstrecken sich mit einem freien Theile über die Ethmoidalregion hinaus nach hinten. Eine feste Verbindung mit dem Gefüge des Kopfskelets ist für die Maxillaria bei den *Gymnophionen* vorhanden, indem hier eine ansehnliche Knochenplatte vom Quadratum und Squamosum aus sich zum Maxillare erstreckt. Es ist dieses das *Quadratojugale* (Jugale, DUGÈS), *welches wir in den gleichen Verhältnissen im Praeoperculum bei Polypterus erkannten* (S. 362 und Fig. 221) *und hier in eine neue Reihe von Einrichtungen des Kopfskelets gelangen sahen.* Wie dort die Ausdehnung des Ursprungs des Adductor mandibulae mit der Ausbildung des Knochens aus den indifferenteren Buccalplatten im Zusammenhang stand, so ist sie es hier mit der Erhaltung desselben.

Fig. 232.



Schädel von Ichthyophis glutinosus (SARASIN). *tg* Tentakelgrube. *H* Nasenöffnung. Andere Bezeichnungen wie früher.

Minder mächtig, aber allgemein verbreitet, ist der Knochen bei den Stegocephalen (Fig. 226), bei denen ein vor ihm befindliches *Jugale* den Anschluss an das Maxillare vermittelt. Von den zwei bei Polypterus vor der Quadratverbindung des Praeoperculum befindlichen Knochen (Fig. 221 *b*, *b'*) dürfte die Entstehung des Jugale ausgegangen sein, nachdem das Praeoperculum, ins Quadratojugale übergehend, aus seiner Maxillarverbindung schied, welche dann dem Jugale überlassen blieb. Den Anuren kommt vom Quadratojugale nur ein Rudiment zu, welches als dünnes Knochenstäbchen das Quadratum und Squamosum mit dem hinteren Ende des Maxillare verbindet (Fig. 227 *A*, *B*, *J*), und bei den Urodelen wird es durch ein Ligament ersetzt. Auch als Jugale konnte es gedeutet werden. Somit giebt sich auch in diesem Skelettheile die bedeutende Divergenz zu erkennen, welche in den uns erhaltenen Resten des Amphibienstammes besteht.

Am *Unterkieferknorpel* besteht die schon bei den Fischen entstandene Knochenentfaltung. Das *Dentale* bildet auch hier einen den meist fortbestehenden Knorpel theilweise umscheidenden Knochen. Bei den Anuren (Fig. 227 *D*) reicht er bis zu dem kleinen *Mentomandibularknorpel*, der bei den Larven als Unterkiefer fungirt hatte und durch eine hornige Bedeckung von der mit der Zahnbildung in Connex stehenden Knochenentfaltung ausgeschlossen bleiben musste. Das Gelenkstück des Unterkieferknorpels erhält sich in der Regel in diesem Zustande, seltener erfährt es eine Ossification, durch welche es zum *Articulare* wird, während ein *Angulare*, an der medialen Seite des Knorpels vorzugsweise entfaltet und hier zuweilen einen Coronoidfortsatz bildend, sich gegen den Kieferwinkel ausdehnt. Bei den Gymnophionen bildet dieses einen bedeutenden Vorsprung. Mit dem nach der medialen Fläche sich ausbildenden Angulare concurrirt noch ein kleines zahntragendes Stück als *Operculare* (Spheniale), welches aber den minder constanten Unterkiefertheilen angehört. Den Anuren fehlt es, während es bei Siren besteht und bei Salamandrinen sehr frühzeitig erscheint und in der Larvenperiode sich rückbildet. Dass es auch bei Gymnophionen bestand, dürfte aus der doppelten Zahnreihe zu erschließen sein (Sarasin).

Indem ich das Charakteristische des Kopfskelets der Amphibien von der nur vorübergehenden Bedeutung des Kiemenapparates ableitete, wobei einerseits die nicht zu Stande kommende Ausbildung eines Opercularskelets eine Rückbildung des Hyomandibulare hervorrief, während andererseits dem Palatoquadratum resp. dem Quadratstücke desselben die Vermittelung der Verbindung des Unterkiefers mit dem Cranium und dadurch ein Anschluss an das letztere zufiel, muss das von W. K. Parker angegebene Vorkommen eines Hyomandibulare (bei Proteus) als eine auffallende Erscheinung gelten. In diesem an das Cranium befestigten massiven Stücke kann ich nichts Anderes sehen, als einen Theil des Hyoid, von dem das Ceratohyale sich abgliederte, so dass letzteres dadurch die Beweglichkeit wiedergewann, die ihm mit der Anfügung an das Cranium abgehen musste. Es läge demnach bei Proteus kein primitiverer Zustand vor, sondern ein in diesem Punkte nur noch mehr als bei den anderen Urodelen veränderter, und wie auch Proteus ein Operculum auf der Fenestra ovalis besitzt, so fehlt ihm ein echtes Hyomandibulare.

Mit dem Parasphenoid treten bei Gymnophionen die Occipitalia lateralia sowie die Periotica in Concrescenz und lassen so einen einheitlichen Knochen entstehen, welchen Dugès als »*Occipito-spheno-rupeal*« bezeichnet hat.

Die beiden *Condyli occipitales* sind nicht die einzigen ins Gelenk eintretenden Theile, vielmehr nimmt daran auch der dazwischen befindliche basale Knorpelrest Antheil, freilich in verschiedenem Maße. Meist bildet er, besonders bei Cryptobranchus ausgeprägt, eine pfannenförmige Vertiefung. Bei näherem Zusammenrücken der Condylen kommt der mediane Abschnitt außer Articulation.

Eine neue Erscheinung kommt bei manchen Salamandrinen (Tritonen) durch eine Fortsatzbildung des *Squamosum* zu Stande; indem dieselbe sich mit einem Fortsatze des Stirnbeins vereinigt (WIEDERSHEIM), kommt eine auch vom Parietale mit abgegrenzte *Fossa temporalis* zu Stande, wie wir solche allgemeiner bei Reptilien antreffen. Wir sehen darin einen Rest der alten Zustände (S. 371).

Bezüglich der Deutung des *Quadratojugale* ist zu bemerken, dass der Schwerpunkt in der Quadratverbindung zu suchen sein dürfte, da der Knochen bei Polypterus nicht nur dort seine bedeutendste Ausbildung besitzt, sondern sie auch bei allen Fischen im daraus umgewandelten Praeoperculumzustande bewahrt hat. Der Verlust des *Jugale* bei den lebenden Amphibien fällt mit jenem mancher anderen Knochen zusammen, welche bei Stegocephalen sich darstellten. Dagegen besitzen die Gymnophionen (Ichthyophis) einen lateral von den Nasalia befindlichen, noch die Nasenöffnung mit begrenzenden Knochen, welcher mit einer Nasenmuschel im Zusammenhang steht. Eine Deutung unterlassen wir, da sie nur wenig sicher sein kann.

Außer den Schriften von DUGÈS, HYRTL, ECKER, GAUPP, COPE und WIEDERSHEIM (l. c.) sind über das gesammte Kopfskelet der Amphibien anzuführen: C. B. REICHERT, Vergl. Entwickelungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien. Königsberg 1838. N. FRIEDREICH und C. GEGENBAUR, Das Primordialcranium von Siredon pisciformis. im II. Berichte d. zoot. Anst. zu Würzburg. Leipzig 1849. TH. H. HUXLEY, On the structure of the skull and of the heart of Menobranchus. Proceed. zoolog. Soc. 1874. O. HERTWIG, Über das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. Suppl. W. K. PARKER, On the structure and development of the Skull in the common Frog. Phil. Transact. London 1871. Derselbe, On the structure and development of the Skull in the Urodelous Amphibia. Ibidem. 1877. Derselbe, On the structure and development of the Skull in the Batrachia. Part II. Ibidem. 1881. Part III. Ibidem. 1881. Derselbe, On the structure and development of the Skull in the Urodeles. Transact. zoolog. Soc. Vol. XI. 1880. A. N. SEWERTZOW, Über einige Eigenthümlichkeiten in d. Entw. und im Baue des Schädels von Pelobates fuscus. Bull Soc. imp. des Nat. de Moscou. 1891. A. DAVISON, A contrib. on the anatomy and Phylogeny of Amphiuma means. Morphol. Journal. Vol. XI.

Sauropsiden.

§ 116.

Von einem anderen Anfangspunkte als bei den lebenden Amphibien muss das Kopfskelet der *Sauropsiden* ausgegangen sein, denn wir begegnen hier nicht mehr dem N. vagus als letztem Nerven, sondern es ist hier noch der Austritt des N. hypoglossus mit vom Cranium umschlossen. Es hat somit das Cranium einen Zuwachs erfahren, wie er schon bei einem Theile der Selachier bestand, während Ganoiden und manche Knochenfische den Beginn dazu zeigten. Ob in dem Bestande untergegangener Amphibien die Einleitung jener Veränderung des Craniums gemacht ward, ist unbekannt; die Thatsache, dass die lebenden Formen alle die primitivere Schädelbildung besitzen, lässt annehmen, dass die Vorfahren der Sauropsiden von jenen weiter entfernt standen.

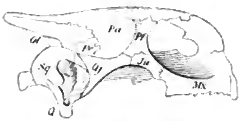
Das *Primordialcranium* spielt eine minder bedeutende Rolle als bei den Amphibien, und wenn auch noch Theile davon sich forterhalten, so ist doch in der frühzeitig erscheinenden Knochenbildung ein nicht geringer Fortschritt ausgedrückt. Immer ist die Decke des Knorpelcraniums defect.

In der Labyrinthregion erhält sich die *Fenestra ovalis*, aber eine membranös verschlossene Lücke ist als *Fenestra rotunda* hinzugetreten. Die mit dem Aufhören der Exclusivität der Kiemenathmung bei den Amphibien entstandene Veränderung in der Verbindung des Kieferapparates mit dem Cranium (S. 367) ist auch für die Sauropsiden maßgebend und der rudimentär gebildete proximale Abschnitt des Hyoidbogens stellt sich im Dienste des Gehörorgans als Columella dar. Der als Operculum erscheinende Abschnitt, welcher auf verschiedene Weise mit der Columella zusammenhängt, soll von nun an seine Ontogenese aus dem Primordialcranium nehmen und wird von Manchen daher als dem Operculum der Amphibien nicht homolog erachtet. Wenn wir aus vielen Beispielen wissen, wie in Contact befindliche Skelettheile unter einander in Concrescenz treten können, so ist die ontogenetische Verbindung des Operculums mit dem Primordialcranium, oder vielmehr die Gemeinsamkeit der Anlage mit letzterem kein der Homodynamie entgegentretendes Factum. Die Ontogenese bringt hier Theile zusammen in Anlage, welche differenten Ursprunges sind. Dieses verweist vielleicht auf einen alten Zusammenhang.

Durch den zum Gehörapparat aufgenommenen proximalen Theil des Hyoidbogens sind diese Verknüpfungen mit den Amphibien deutlich, allein jener Abschnitt zeigt doch mancherlei Eigenthümlichkeiten und besonders für die Crocodile bedürfen manche Punkte noch genauerer Prüfung, bevor die Vergleichung für dieselben einen sicheren Boden gewinnt. S. über diese Verhältnisse W. Peters, Monatsberichte der Berliner Akademie. 1868. 1869. Th. H. Huxley, On the representation of the malleus and the incus of the mammalia in the other vertebrate. Proc. zool. Soc. 1869. W. K. Parker (op. cit.). Über das Primordialcranium s. Leydig, Saurier (op. cit.).

In der Architectur des Craniums giebt sich ein Fortschritt zu erkennen im Anschlusse an Amphibien, und zwar mehr an die fossilen als an die lebenden, da bei der Mehrzahl der letzteren bereits eine bedeutende Reduction des Knochencomplexes besteht. In Vergleichung mit den Stegocephalen ist aber auch das oberflächlich die Seite des Craniums überlagernde Stützwerk nicht mehr vollständig, sondern *es sind unter Reduction der einzelnen Knochen Lücken entstanden*, welche durch die in Spangenform unter einander mehr oder minder verbundenen Knochen von einander geschieden sind. Damit stellt sich der »Gesichtstheil« des Schädels in eigener Weise dar. Es bestehen außerhalb des eigentlichen Craniums befindliche, zwischen den Spangen nach außen sich öffnende Räume. In dieser Hinsicht finde ich *zweierlei* aus einander zu haltende Befunde.

Fig. 233.

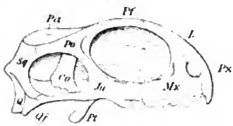


Schädel von Testudo seitlich.

Bei beiden ist die Orbita knöchern umrahmt. In dem einen Falle zieht *eine einzige Knochenspange* von der Schläfengegend zur Orbita und bildet damit die Begrenzung einer Schläfengrube. Eine solche Räumlichkeit besaßen die Enaliosaurier. Sie besteht auch bei den Schildkröten (Fig. 233), auch die theromorphen Saurier besaßen sie. Es wird durch dieses Verhalten an Amphibien (Anuren) erinnert.

Bei den übrigen Sauropsiden besteht eine selbständigere Bedeckung des Craniums mit dermalen Knochen, die an ihr Verhalten bei Stegocephalen (Fig. 226) erinnern, bei denen aber *eine theilweise Reduction* stattfand, so dass nur spangenförmige Stücke davon sich erhielten. Diese *vielspangige* Bildung des Schädels ist vielleicht der ältere Zustand, und der vorige ist aus ihm entstanden. Hierfür spricht nicht bloß die Beziehung zu den Stegocephalen, sondern auch zu Ganoiden, da ja diese Bepanzerung des Gesichtstheils des Kopfes zu der ersten dermalen Knochenentfaltung hinführt.

Fig. 234.



Schädel von Sphenodon seitlich.

Mit der Zunahme der Spangenzahl sind auch die Gruben vermehrt. Zwei temporale Spangen bilden die Abgrenzung einer oberen und einer unteren Schläfengrube. Die obere Spange vereinigt sich hinten mit einer occipitalen Spange, unterhalb welcher eine Communication mit der Schläfengrube besteht. Diese Disposition besteht sehr ausgeprägt bei Rhynchocephalen (Fig. 234), auch bei den Dinosauriern ist sie theilweise zu erkennen, vollständig bei den Crocodilen, deren ältere Zustände (Teleosaurier) einfachere Befunde ergaben. Aber bei den lebenden ist selbst die occipitale Spange noch nachweisbar, indem von dem Raume der hinteren Schläfengrube eine Communication mit der occipitalen Oberfläche des Craniums besteht. Von dort geht auch eine beiderseitige Verbindung der Räume aus. An diese Befunde reihen sich auch die Dinosaurier. Der Ausfall der unteren Temporalspange führt von Rhynchocephalen zu den Lacertiliern, und die Reduction auch der oberen Temporalspange lässt die Befunde bei Schlangen entstehen. Der Verlust der orbitalen Abgrenzung nach hinten lässt von den Temporalgruben nur die obere sich erhalten, die endlich der Reduction verfällt (Pterosaurier). Nur die untere Schläfenspange erhält sich endlich bei den Vögeln, bei denen nur Reste einer oberen gegeben sind und die Orbita in dem Schläfenraum sich vergrößert hat. Mit diesen Veränderungen wird der Hirntheil des Craniums stufenweise von dem Gerüst befreit, welches dem Visceralskelet angehörige Skelettheile an ihm aufgeführt hatten.

Noch vor der Reduction dieser Spangenbildungen beginnt das Auftreten präorbitaler, wieder durch Spangen begrenzter Räumlichkeiten (Belodon, Aetosaurus), deren Entstehungsart noch ungewiss ist, wie überhaupt das Relief des Craniums in der damit verbundenen übrigen Organisation und deren Wechselbeziehungen bei aller Wichtigkeit kaum Gegenstand der Forschung war. Jene präorbitalen Lücken bestehen auch bei manchen Dinosauriern und den Pterosauriern, Andeutungen davon auch bei Vögeln fort.

Die occipitale Spange der Crocodile wird durch das Squamosum und Occipitale laterale gebildet und die Communication mündet zwischen letzterem und dem Quadratum aus, so dass die Homologie mit dem Verhalten anderer Saurier fraglich ist. G. BAUR, Bemerk. über die Osteologie der Schläfengegend der höheren Wirbelthiere. Anat. Anz. Bd. X.

Diese von der vergleichenden Anatomie sehr wenig beachteten Bildungen, welche für die Schädelform so charakteristisch sind, scheinen ihre Entstehung in Anpassung an die Muskulatur zu finden, indem sie derselben vermehrte Befestigungsstellen darbieten. In solchen Beziehungen haben wir schon bei den Fischen manche Formationen des Schädels angetroffen, wie die Ausbildung von manchen Knochen in der Wangenregion, welche der Kaumuskulatur dienten, oder die besondere Gestaltung eines Knochens des Schädeldaches zur Aufnahme von Rückenmuskeln bei Dipnoern. Beiden Muskelgruppen dienen auch die Spangenbildungen am Reptilienschädel, und zwar sind es lange Rückenmuskeln, welche sich unter die Occipitalspange fortsetzen (Sphenodon, Lacertilier).

Bei den Schildkröten erstrecken sich jene Muskeln weit am Cranium nach vorn und werden bei Chelonia von dem Gewölbe umfasst, welches vom Parietale aus das Squamosum und Postfrontale erfasst hat. Von diesem Zustande scheint die occipitale Spangenbildung entstanden zu sein, aber er scheint auch den anderen Spangenbildungen zu Grunde zu liegen. Man wird das verstehen, wenn man sich die an jener Panzerung bei Chelonia betheiligten Knochen mit reducirten Verbindungsstrecken vorstellt, so dass zwischen ihnen Lücken auftreten. Welcher Zustand aber der primitivere war, ist ohne genauere Untersuchung nicht festzustellen. Es ist auch nicht sicher zu entscheiden, ob nicht schon bei Amphibien die Vorstufen gegeben waren, wie die Continuität des Gesichtspanzers der Stegocephalen erweisen könnte, so dass nicht bei Testudo, sondern bei Chelonia der ältere Befund sich erhalten hätte.

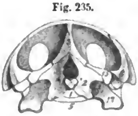
Die Leichtigkeit, mit der Missverständnisse gebildet zu werden pflegen, veranlasst mich zu der Bemerkung, dass ich Chelonia nicht den Stegocephalen anzuschließen gewillt bin und auch recht wohl weiß, dass hier die Schildkröten bei Vergleichung mit Stegocephalen eine bedeutende Reduction in der Knochenzahl darbieten. Aber für die hauptsächlichsten besteht doch Übereinstimmung.

Von den mehrfachen Zugängen zum Cranium möchte ich den occipitalen als den ältesten betrachten, wie ihn Chelonia besitzt.

§ 117.

Am Cranium tritt die Knochenbildung viel selbständiger auf als es bei den Amphibien der Fall war, so dass hier nähere Beziehungen zu Fischen sich darstellen.

Fig. 235.

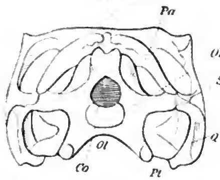


Schädel einer Chelonia von hinten. *1* Occipitale basilare. *2* Occip. laterale. *3* Occip. superius. *5* Basisphenoid. *8* Squamosum. *15* Petrosum. *17* Quadratum.

In der Occipitalregion trifft sich außer den *Occipitalia lateralia* (Fig. 235 *2*) noch ein *Basioccipitale* (*1*) und ein Occipitale superius (*3*), welche in verschiedener Ausdehnung das Foramen occipitale begrenzen. Die drei erstgenannten betheiligen sich an der Bildung eines einheitlichen Gelenkknopfes, der an seiner Oberfläche die Grenzlinien jener Knochen trägt. Der Condylus occipitalis setzt sich bei den meisten Reptilien in der Verlängerung der Basis cranii nach hinten fort. Bei den Crocodilen ist er dabei leicht abwärts geneigt, was bei den Vögeln zu einer stärkeren Winkelstellung sich ausgebildet hat. Das *Occipitale superius* läuft

bei den Schildkröten in eine bedeutende Crista aus. Durch die Occipitalia lateralia wird es von der Begrenzung des Hinterhauptsloches abgedrängt, ebenso wie auch das Basioccipitale von jener Theilnahme ausgeschlossen sein kann (Fig. 235). Sehr verbreitert in Anpassung an die ausgedehntere Schädelhöhle erscheint es bei den Vögeln, wo es demgemäß auch aus einer paarigen Ossification entsteht.

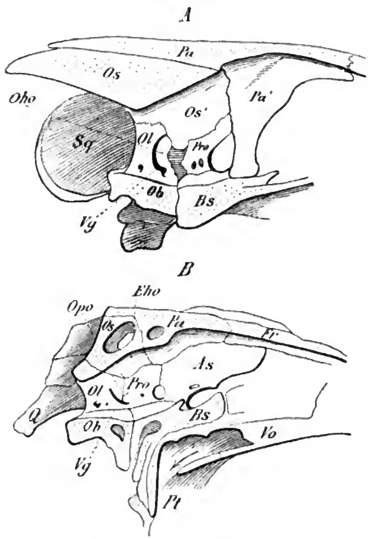
Fig. 236.



Schädel von Sphenodon von hinten.

Vor dem Occipitale laterale liegt bei allen das *Petrosum* (*Prooticum*), dessen vorderer Rand durch die Austrittsstelle des dritten Trigeminus-Astes markirt ist. Ein anderer Knochen (*Opisthoticum*) begrenzt mit dem vorhergehenden den hinteren Theil der Fenestra ovalis, erhält sich aber nur bei den Schildkröten selbständig (Fig. 237 *A*, *Oho*), während er sonst mit dem Occipitale laterale verschmilzt. Auch das Epoticum ist nicht mehr vorhanden, und wenn es (*B*, *Eho*) dem Occipitale superius angehörig angegeben ist, so soll damit nur eine Annahme bezeichnet sein, welche nicht sicher begründet ist. Es ergiebt sich darin ein Beleg für das Schwankende der Ossificationen der Ohrkapsel. Dazu treten noch einzelne, bei Vögeln sogar mehrfache, kurze Zeit selbständige Ossificationen, die nicht bestimmt auf discrete Schädelknochen anderer Wirbelthiere beziehbar sind. Alle Theile der Ohrkapsel verschmelzen bei

Fig. 237.



Medianschnitte von Cranien: *A* Chelonia. *B* Crocodilus. *Oho*, *Opo* Opisthoticum. *Eho* Epoticum. *Vg* N. vagus. Andere Bezeichnungen wie an vorhergehenden Figuren.

den Vögeln nicht nur unter sich, sondern auch mit den benachbarten Knochen. Die Reduction dieser bei Fischen in relativ bedeutendem Umfange erschienenen Theile der knöchernen Ohrkapsel knüpft sich an die Volumverminderung des Ohrlabyrinths. Obwohl dies schon bei den Amphibien bemerkbar ist, kommt sie doch dort nicht so sehr am Kopfskelet zum Ausdruck, da an diesem knorpelige Theile in jener Region reicher erhalten bleiben.

Als *Squamosum* (*Sq*) wird ein Knochen bezeichnet, der bei den Schlangen (Fig. 239 *C*) vorragt und das Quadratum trägt. Bei den übrigen Reptilien wie bei Vögeln besitzt es eine ähnliche Lage, ist aber mehr zwischen Ohrkapsel, Scheitelbein und Postfrontale, theilweise im Dache der Paukenhöhle, gebettet. Da zwischen ihm und dem Parietale noch ein anderer Knochen vorkommt, welcher bei Stegocephalen, auch bei fossilen Reptilien als *Supratemporale* benannt ist, scheint es nothwendig, den in gleichen Verhältnissen sich findenden auch bei den lebenden als Supratemporale zu benennen.

Der orbitale Abschnitt bietet je nach der Ausdehnung der Schädelhöhle sehr ungleich entwickelte Zustände und hier kommen wieder die schon bei Fischen getroffenen Verhältnisse (S. 348) in der Zusammensetzung der Schädelwand in Betracht, indem bei *von vorn nach hinten erfolgter Reduction des Cavum cranii auch die begrenzenden Knochen nur rudimentär bestehen oder fehlen.* Ein *Basisphenoid* ist allgemein vorhanden, ebenso wie das meist unansehnliche *Praesphenoid*, während das *Parasphenoid* nicht mehr entwickelt scheint. Doch können zwei an der Basis der Schläfengegend bei Vögeln auftretende, mit einander verschmelzende Knochen (*Basitemporalia*, W. K. PARKER), auf ein Parasphenoid bezogen werden. Das Basisphenoid reiht sich vor das Basioccipitale, und ebenso liegt vor dem ersteren das Praesphenoid. Das Basisphenoid bildet bei Lacertiliern und bei Sphenodon zwei abwärts divergirende Fortsätze, welche selbständig ossificiren und für die Flügelbeine Articulationen bieten (Fig. 236). Von den Theilen der seitlichen Schädelwand kommt den Vögeln sowohl ein *Alisphenoid*, als auch ein *Orbitosphenoid* zu, welches letztere ohne directen Anschluss an basilare Knochentheile in die vordere Abgrenzung der Schädelhöhle übergeht. Kleine Ossificationen an der oberen Grenze jenes Knochens lehren wieder, wie die Knochenbildung sich nicht immer auf den ererbten Bestand beschränkt, sondern manche neue Herde sich bereitet. Vor dem Alisphenoid beginnt das anfänglich größtentheils knorpelige Septum interorbitale, welches sich zur Ethmoidalregion erstreckt. Auch die Crocodile sind mit einem Alisphenoid versehen (Fig. 237 *B*). Dagegen besteht bei den meisten Eidechsen ein membranöses Septum interorbitale, in welchem von jenen Knochen nur Andeutungen wahrnehmbar sind. Das Basisphenoid läuft hier in einen das membranöse Orbitalseptum tragenden Fortsatz aus, vor und über welchem eine verticale Lamelle von einem Praesphenoid abzuleiten ist, während über ersterem eine nach oben paarig werdende Knochenplatte als Rudiment eines Orbitosphenoid erscheint. Auch bei den Schildkröten ist die Praesphenoidalregion von der Seite her comprimirt und entbehrt der Ossificationen sogar vollständig.

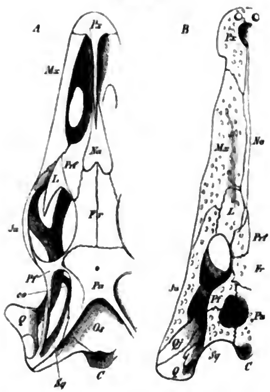
Dagegen trifft sich bei Schlangen eine bedeutendere Ausdehnung des Cavum

cranii nach vorn zu mit vollständiger Ausbildung der Knochenwand in der Orbitalregion verbunden. Aber die vor dem Prooticum liegenden Knochen ergeben sich als Fortsätze der Parietalia nnd Frontalia (Rathke), können also weder mit einem Alisphenoid noch einem Orbitosphenoid verglichen werden.

Ein ähnlicher noch das Cavum cranii mit begrenzender Fortsatz des Parietale besteht bei Schildkröten (Fig. 237 *A*, *Pa'*), damit erscheint ein neues Verhältnis, welches die *Knochen des Schädeldaches* in der Theilnahme am Skelet tieferer Regionen darstellt.

Von diesen Knochen bestehen *Parietalia*, bald paarig (Schildkröten und Vögel), bald unpaar (Schlangen, Eidechsen, Crocodile) (Fig. 238 *Pa*). Es trägt bei den Lacertiliern ein *Foramen parietale* an der vorderen Grenze und entsendet weiter hinten quere Fortsätze im Bogenverlaufe zur Seite gegen das Squamosnm (Fig. 238). Bei den Schildkröten setzt es sich in die Crista occipitalis fort und nimmt von da aus bei manchen (Chelonia) eine bedeutende laterale Entfaltung. Es erreicht dann gleichfalls das Squamosum, welches ihm entgegen sich abflacht, nnd bildet mit diesem und dem Postfrontale eine die Fossa temporalis überdachende Platte. Von den eine größere Mannigfaltigkeit in diesen Beziehungen darbietenden Lacertiliern aus ist auch das Verhalten bei Crocodilen ableitbar, indem das Parietale mit dem Sqamosum und dem Praefrontale eine Fossa temporalis umgrenzt. Sie ist bei den fossilen Teleosauriern von noch weitem Umfange, bei den recenten Formen verengt (Fig. 238 *B*). Auch das *Frontale* ist bei den meisten Eidechsen und den Crocodilen unpaar (Fig. 238 *B, Fr*), paarig bei Lacerta, Monitor (*A, Fr*), wie bei Schlangen, Schildkröten und Vögeln.

Fig. 238.



Schädel von Reptilien von oben. *A* Monitor. *B* Crocodil. *Os* Occipitale superius. *C* Condylus occipitalis. *Pa* Parietale. *Pf* Postfrontale. *Fr* Frontale. *Prf* Praefrontale. *L* Lacrymale. *Na* Nasale. *Sq* Squamosum. *Qj* Quadratojugale. *Ju* Jugale. *Q* Quadratum. *Mx* Maxillare. *Px* Praemaxillare. *co* Columella.

Während diese Knochen bei den meisten Reptilien als Begrenzungen des Cavum cranii in geringem Umfange sich halten, besonders bei Crocodilen in diesem Zustande auffallen, bieten sie sich bei den Pterodactylen und bedeutender bei den *Vögeln* von größerer Ausdehnung dar, und namentlich dem Frontale kommt in Anpassung an die mit der Volumzunahme des Gehirns erweiterte Schädelhöhle eine nicht geringe Entfaltung zu.

Postfrontalia begrenzen bei Reptilien den hinteren Rand der Orbita (Fig. 238

Pf, 239 *B*, *C*, *Pf*) und geben durch Verbindung mit anderen, dem Kiefergerüst angehörigen Knochen Anlass zu einer die äußere Configuration des Craniums bedeutend beeinflussenden Bildung. Bei manchen Lacertiliern (Gerrhosauri, Anguiden) ist es durch zwei Stücke vertreten. Diese Thatsache lehrt, wie noch wenig feste Verhältnisse selbst in engeren Abtheilungen vorkommen. Das wird auch durch das Schwanken der Zahl kleinerer, bei Sauriern bestehender Knochenstücke bestätigt, welche seitlich vom Frontale den Orbitalrand bilden und, als *Supraorbitalia* beschrieben, Hautknochen darstellen, Reste älterer Zustände. Einen solchen aus indifferenterem Verhalten zu Bedeutung gelangten Knochen stellt auch das *Postorbitale* von Sphenodon vor, welches, dem Postfrontale angeschlossen, Squamosum und Jugale brückenförmig verbindet (Fig. 242 *Po*), wie es bei Stegocephalen in gleicher Lage ist (Fig. 226). Von einem solchen Postorbitale bestehen auch bei manchen Eidechsen Reste, die als zweites Postfrontale gedeutet wurden.

In der vorderen Kopfregion treffen wir die nur den Schildkröten in der Regel, aber auch einigen Eidechsen fehlenden *Nasalia*. Sie pflegen sich vor dem Frontale zu treffen und begrenzen in verschiedenem Maße die äußere Nasenöffnung. Die verschiedene Ausdehnung der Kiefer zeigt sie in sehr mannigfaltigen Verhältnissen der Form und des Umfanges. Beide können auch unter einander verschmolzen sein (Fig. 238 *A*, *Na*). Ein neuer Deckknochen an der Außenfläche der Ethmoidalkapsel ist das Lacrymale der meisten Eidechsen, der Crocodile und Vögel (Figg. 238, 239 *L*). Er ist neu, in so fern er noch nicht allen Amphibien zukommt, sondern nur einem Theile, und hier ist er wohl aus einem der mehrfachen Knochen hervorgegangen, die wir schon bei Fischen zwischen Auge und Nase antreffen.

Der Labyrinthregion des Craniums gehört noch ein Knochen an, welcher sich vom Pterygoid zum Parietale hinauf erstreckt, die *Columella*. Er hat eine knorpelige Grundlage (Leydig), ist in einem Fortsatze des Knorpelcraniums angelegt (Gaupp), der auch bei Amphibien (Menobranchus) unterscheidbar ist, und entfaltet sich bei den *Lacertiliern* zu der ihn charakterisirenden Säulenform (Fig. 242 *co*). Die Rhynchocephalen besitzen ihn in plumperer Gestalt (Fig. 234 *Co*).

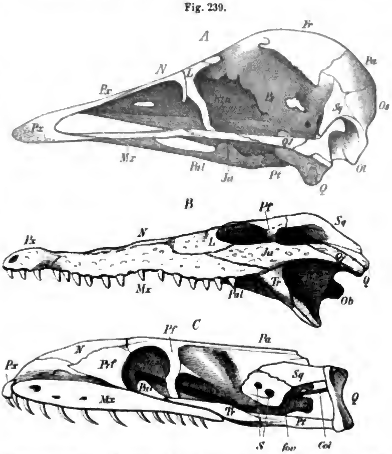
Die Ethmoidalregion bietet median ansehnliche Reste des Primordialcraniums (Schildkröten). *Praefrontalia* (Ethmoidalia lateralia) begrenzen bei den Reptilien den Vorderrand der Orbiten, bei manchen Lacertiliern mit dem Postfrontale am oberen Orbitalrande zusammenstoßend. Bei allen werden beide durch die Frontalia und Nasalia von einander getrennt, auch bei Sphenodon, während sie bei den Crocodilen vor den Frontalia an einander schließen, und ebenso auch bei Schildkröten, bei welchen sie, zugleich die Nasalia ersetzend, den Vorderrand des Craniums erreichen. Bei den *Vögeln* erhalten sich Praefrontalia nicht mehr selbständig. Sie scheinen anderen Ossificationen der Ethmoidalregion angeschlossen zu sein.

Von den bei Fischen und Amphibien an der Basis cranii aufgetretenen Knochen ist das Parasphenoid verschwunden, und wenn auch, wie schon oben bemerkt, darauf deutende Spuren bei Vögeln beobachtet wurden und auch bei Eidechsen ein Knochenbeleg an der ein rudimentäres Parasphenoid bildenden Fortsetzung des Basisphenoid als Rest jenes Knochens erscheinen mag, so ist doch jedenfalls

dieses ohne Bedeutung. Die in dem Schwunde des Parasphenoid liegende Änderung steht im Zusammenhang mit Umgestaltungen im Bereiche der Kopfdarmhöhle, deren knöcherne Decke in der Occipitalregion Muskulatur zur Insertion dient und weiter nach vorn zu von Bestandtheilen des Kiefergaumenskelets gebildet wird. Letzteres beeinflusst auch den zweiten basalen Knochen, den *Vomer*. Bei Schlangen und Eidechsen ist er paarig (Fig. 241 *vo*) und tritt noch am Dache der Mundhöhle in deren Begrenzung. Auch bei Schildkröten kommt er noch in diese Beziehung (am vollständigsten bei Chelonia, Fig. 240 *A, vo*), dagegen ist er bei den Crocodilen durch Maxillaria und Palatina von jener Lage abgedrängt und findet sich als verticale Lamelle im Innern der Nasalregion. Die Vögel besitzen ihn als dünnes Knochenplättchen basal in der Scheidewand der Nasenhöhle, deren Choanen er trennt.

In der Erhaltung der am Aufbaue der knöchernen Schädelkapsel betheiligten Knochen in ihrer Selbständigkeit bieten Reptilien und Vögel differente Befunde, indem bei den letzteren eine frühe Concrescenz erscheint, die hier mit dem rascheren Wachsthume des Thieres im Zusammenhang steht. Bei den viel langsamer ihre definitive Größe erlangenden Reptilien ist jeder Bestandtheil des Craniums viel längere Zeit am Wachsthume des letzteren betheiligt. Davon bilden nur die Schlangen eine Ausnahme.

Fig. 239.



Seitenansichten von Schädeln. *A* Struthio. *B* Crocodilus. *C* Python. *Ol* Occipitale laterale. *Os* Occipitale superius. *Pt* Pterygoid. *Pal* Palatinum. *Tr* Transversum. *Col* Columella. *fov* Fenestra ovalis. *S* Durchtrittsöffnung des N. trigeminus. Die übrige Bezeichnung wie in den vorhergehenden Figuren.

§ 118.

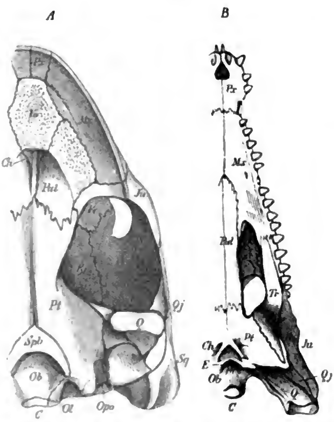
Am *Kiefergaumenapparat* treten für die einzelnen Abtheilungen zahlreiche neue Verhältnisse auf, welche theils von dem Gebiss und der Kiefermuskulatur, theils auch von der Nasenhöhle beherrscht werden.

Der primitive Palatoquadratknorpel erleidet an seinem vorderen Abschnitte frühzeitige Rückbildung, so dass die ihm angehörigen Knochenstücke sich zum Theil direct am Schädel entwickeln. Der hintere Abschnitt des Palatoquadratum besteht als *Quadratum*

(Fig. 239 *Q*) fort. Er bildet wie bei Amphibien das hauptsächlichste Verbindungsstück jenes Apparates mit dem Cranium, nachdem das Hyomandibulare der Fische ein ähnliches Schicksal wie bei den Amphibien erfuhr. Bei Eidechsen, Schlangen und Vögeln erhält sich das Quadratum beweglich, während es bei Sphenodon wie bei Crocodilen und Schildkröten mit dem Schädel in feste Verbindung trat. Der ganze ursprünglich am Palatoquadratknorpel differenzirte Knochencomplex ist dann innig und unbeweglich mit dem Cranium vereinigt, während bei beweglichem Quadratbein mindestens ein Theil jener Knochen sich gleichfalls beweglich erhält. Jeder der beiden Zustände kommt aber auf verschiedene Weise zu Stande und die Ähnlichkeit des Ergebnisses ist hier keineswegs auch der Ausdruck näherer Verwandtschaft.

Am freiesten ist das Quadratum bei den *Schlangen*, wo es cranialwärts an das Squamosum (Supratemporale) sich stützt und durch dieses vom Cranium abgerückt ist. In ähnlicher Lage befindet es sich bei *Lacertiliern*, bei welchen das Quadratum vorzüglich durch eine temporale und eine occipitale Knochenspange getragen wird.

Fig. 240.



Schädelbasis: *A* von Chelonia, *B* von Crocodilus. *Ob* Occipitale basilare. *Ol* Occipitale laterale. *C* Condylus occipitalis. *Spb* Sphenoidale basilare. *Opo* Opisthoticum. *Pt* Pterygoid. *Pal* Palatinum. *Vo* Vomer. *Q* Quadratum. *Qj* Quadratojugale. *Ju* Jugale. *Sq* Squamosum. *Tr* Transversum. *Mx* Maxillare. *Px* Praemaxillare. *Pa* Parietale. *Pfr* Postfrontale. *Fr* Frontale. *Ch* Choanae. *E* Tuba Eustachii.

Bei den *Vögeln* ist der Knochen beweglicher angefügt und trägt am unteren Ende außer der lateral befindlichen Gelenkfläche für den Unterkiefer auch eine mehr medial entfaltete für das Pterygoid.

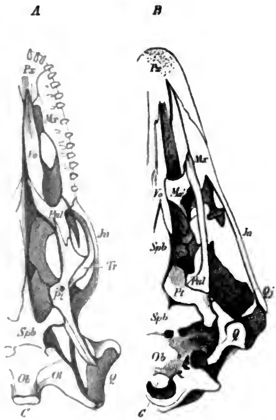
Während vor dem Quadratum eine durch bedeutende Differenzen des Skelets ausgezeichnete Region folgt, sind erst in der Kiefergegend constantere Befunde anzutreffen.

Die *Praemaxillaria* und *Maxillaria* bewahren den bei Amphibien typisch gewordenen engen Anschluss ans übrige Cranium. Die ersteren (*Px*) sind bei den meisten Lacertiliern (unter den Schildkröten bei Chelys) wie bei den Vögeln verschmolzen und bei letzteren durch lange, median verlaufende Frontalfortsätze ausgezeichnet. Ihre Ausdehnung steht im Verhältnis zur Länge des Schnabels, an dessen Gestaltung sie bedeutenden

Antheil nehmen. Bei den Schildkröten unansehnlich, sind sie rudimentär bei den Schlangen (Fig. 239 *C, Px*). Der Hauptantheil an der Begrenzung des Oberkieferrandes kommt somit dem *Maxillare* (*Mx*) zu, welches in Anpassung an das Gebiss einen verschieden bedeutenden Umfang besitzt, den größten bei Crocodilen; aber auch bei Eidechsen und bei Schlangen besitzt es eine beträchtliche Ausdehnung, und bei letzteren zugleich eine große Beweglichkeit. Mit dem Verluste der Zähne hat es an Umfang bei den Schildkröten eingebüßt und ist bei Vögeln noch bedeutender reducirt, und wenn es auch zuweilen bei umfänglicher Ausbildung des Schnabels mit diesem eine Vergrößerung erfahren hat, so kommt ihm doch auch dann keine massive Structur zu.

Mit dem Maxillare stehen nun Knochen in Verbindung, die theils medial, an der Basis cranii, theils lateral, an der Außenseite des Craniums, sich erstrecken, und schon bei Fischen im Dache der Mundhöhle, manche unter anderem Namen, vorhanden sind.

Fig. 241.



Schädelbasis: *A* von **Monitor**, *B* von **Struthio**. *Ob* Occipitale basilare. *C* Condylus occipitalis. *Ol* Occipitale laterale. *Spb* Sphenoidale basilare. *Q* Quadratum. *Pt* Pterygoid. *Tr* Transversum. *Pal* Palatinum. *Vo* Vomer. *Qj* Quadratojugale. *Ju* Jugale. *Mx* Maxillare. *Mx'* medianer Fortsatz desselben. *Px* Praemaxillare.

Sie schließen sich, ähnlich wie bei Amphibien, an das Quadratum in zwei nach vorn ziehenden Knochenreihen. Medial findet sich das *Pterygoid* (Fig. 241 *Pt*), welches bei Vögeln, Schlangen und Eidechsen an der Schädelbasis articulirt. Beide sind median durch eine Naht verbunden und der Schädelbasis fest angefügt bei Schildkröten und Crocodilen (Fig. 240 *Pt*), bei letzteren umschließen sie die Choanen. Schlangen. Saurier und Crocodile besitzen ein das Pterygoid mit dem Maxillare verbindendes äußeres Flügelbein (*Os transversum*, Figg. 240 *B, Tr*, 241 *A, Tr*). Ob es dem Ectopterygoid der Fische entspricht, ist unsicher.

Vor dem Pterygoid liegen die *Palatina* (*Pal*), bei Schlangen, Eidechsen und Vögeln von einander getrennt und medial die Choanen begrenzend (Fig. 241 *Pal*). Bei Schildkröten bestehen theilweise noch ähnliche Verhältnisse, aber wie der Oberkiefer, so bilden auch die Palatina einen medial gerichteten Vorsprung (Gaumenleiste), mit dem sie sich dem zum Mundhöhlendache gelangenden Vomer nähern (Chelonia) und am Ende dieses Vorgangs mit ihm zusammentreffen (Chelonia, Fig. 239 *A*). *Die Crocodile bieten diesen Process*

auf die Pterygoidea fortgesetzt, welche hier wie die Palatina unterhalb der Nasenhöhle in mediane Verbindung unter einander gelangt sind (Fig. 239 *B*). Dazu leiten die bei den fossilen Teleosauriern bestehenden Verhältnisse, indem hier nur die Palatina, median verbunden, die Begrenzung der Choanen herstellen. Meist als lange und platte Knochen erscheinen die Gaumenbeine der Vögel (Fig. 241 *B*, *Pal*), mit ihrem vorderen Ende legen sie sich einem Fortsatz des Oberkieferknochens (*Mx'*) an, oder treten auch mit einem Fortsatz des Praemaxillare zusammen.

Im besonderen Verhalten besteht eine bedeutende Mannigfaltigkeit.

Diese Veränderungen sind mit der Ausbildung der Nasenhöhle im Zusammenhang, in deren Begrenzung mit der weiteren Erstreckung derselben jene Knochen treten. Saurier und Vögel bieten mehr die primitiveren Zustände, in so fern die Choanen noch mehr oder minder lange, am Dache der Mundhöhle erscheinende Spalten darstellen, welche durch den Vomer von einander getrennt sind. Die Ausbildung der Gaumenleisten, die am Maxillare beginnt und sich von da auf das Palatinum fortsetzt, ruft die Entstehung eines knöchernen Daches der Mundhöhle hervor (*harter Gaumen*). So tritt die Basis cranii von vorn her fortschreitend außer Beziehung zum Mundhöhlendache, welches von ursprünglich in lateraler Lage befindlichen Theilen neu hergestellt wird.

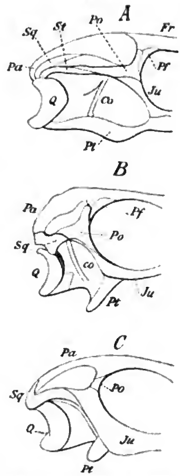
Hinsichtlich des vom Quadratum nach vorn sich erstreckenden lateralen Knochencomplexes ist zuerst der Paukenhöhle zu gedenken, welche bei Sauropsiden fast allgemein sich erhält. An deren Begrenzung nimmt das Quadratum Theil, hinter welchem bei Lacertiliern, Crocodilen und Schildkröten, ebenso auch bei Vögeln die Paukenhöhle sich gebildet hat. Auch das *Squamosum* oder das *Supratemporale* tritt in die Umwandung dieses Raumes, am bedeutendsten bei *Schildkröten*, bei welchen mannigfache Ausbildungszustände der vom Squamosum umschlossenen Cavitas tympanica bestehen (Fig. 233). Der Gehörapparat tritt damit als umgestaltender Factor auch an mehr äußeren Theilen des Craniums auf, nachdem er bereits von den Fischen an durch das Labyrinth auf die Gestaltung des Craniums Einfluss gewonnen hatte. An das Quadratum schließt sich vorn das *Quadratojugale* an, welches bei den Stegocephalen bereits bestand. Es fügt sich vorn an *Jugale* und *Postfrontale*, wobei die Ausbreitung des Postfrontale und seine Erstreckung bis zu dem gleichfalls verbreiterten Squamosum ein Dach über die seitliche Schädelwand herstellt, unter welchem in der seitlichen Occipitalregion der Zugang statthat (Fig. 240 *A*). Er wird vom Squamosum und, wie schon oben bemerkt, vom Parietale überbrückt (Chelonia).

Mit diesen Befunden lässt sich das *Cranium* der *Crocodile* im Zusammenhang erkennen. Die vorerwähnte Überbrückung einer nach hinten sehenden Öffnung fehlt, indem Parietale und Squamosum nicht spangenartig vorragen, sondern der Occipitalregion angeschlossen sind. Die große, bei einem Theile der Schildkröten (Fig. 233) offenliegende Schläfengrube wird aber durch einen Fortsatz des Postfrontale, der sich mit einem solchen des als Squamosum gedeuteten Knochens verbindet, in zwei Gruben geschieden. Die obere Schläfengrube wird noch vom Parietale

abgegrenzt, die untere läuft nur über den Kieferstiel. In der Verbindung des Postfrontale mit dem Squamosum ist der Beginn oder die Reduction des Processes erhalten, welchen wir bei Chelonia weitergeführt sehen. Während das Squamosum von oben dem Quadratum auflagert, keilt sich von unten das Quadratojugale zwischen es und das Jugale ein, welch letzteres auch mit dem Praefrontale verbunden ist (Fig. 239 *B*).

Die *Rhynchocephalen* sind den oben gesehenen Verhältnissen keineswegs fremd, aber es kommt doch manches Neue zum Vorschein (Fig. 234). Die Temporalspange steht mit dem Cranium zwar gleichfalls durch das Postfrontale im Zusammenhang, aber nicht mehr direct, denn es tritt ein Postorbitale dazwischen (*Po*), welches mit einem horizontalen Aste nach hinten dem Squamosum, mit einem kürzeren absteigenden dem Jugale sich verbindet. Die Temporalspange scheidet eine obere und untere Schläfengrube. Die obere schließt mit einer queren occipitalen Spange ab, an welcher Parietale und Squamosum betheiligt sind (vergl. Fig. 236). Die untere Temporalgrube ist hinten durch den Kieferstiel abgegrenzt, dessen vom Quadratum gebildete Grundlage vom Squamosum überdeckt wird, welchem Knochen hier somit eine bedeutende Ausdehnung zukommt, an Befunde bei Amphibien erinnernd. Dicht am Kiefergelenk trägt (Fig. 234) das Quadratum ein kleines Quadratojugale, daran reiht sich der horizontale Ast des Jugale, welcher vorn an das Maxillare grenzt.

Fig. 242.



Die Spangenbildungen am Cranium. *A* Monitor. *B* Iguana. *C* Uromastix.

Es ist nicht schwer, im Allgemeinen den Anschluss zu erkennen, der von den Rhynchocephalen zu den *Lacertiliern* besteht. Wir haben für diese vor Allem das Fehlen des unteren Abschlusses der unteren Schläfengrube zu constatiren (Fig. 242). Somit fehlt dem Jugale der bei Sphenodon vorhandene horizontale Fortsatz und ebenso das Quadratojugale. Daraus erwächst dem Quadratum einige Beweglichkeit, die nicht nur dem ihm articulirenden Unterkiefer zu Gute kommt, sondern vorzüglich dem Pterygoid, dessen basale Articulation (Fig. 242 *A*) von jener Beweglichkeit des Quadratums abhängig ist. Die Temporalspange wird noch vom Postorbitale dargestellt, welches sich am Orbitalrande an ein rudimentäres Postfrontale anschließt (Fig. 242 *A*, *Pf*, Monitor). Die Vergleichung mit Sphenodon lässt an der Deutung dieser Theile keinen Zweifel. Auch das Jugale schiebt sich wie dort mit einem Fortsatze an die Temporalspange, während vom Quadratum her noch ein Knochen herantritt. Er ist, auch bei Lacerta festgestellt (Gaupp), als Paraquadratum bezeichnet. Ich möchte

in ihm ein *Supratemporale* sehen. Darüber zieht das Squamosum zur occipitalen Spange, die im Übrigen von einem Fortsatze des Parietale gebildet wird. Diese Verhältnisse vereinfachen sich bei Anderen. Postorbitale und Postfrontale erhalten sich noch (Iguana), aber das Squamosum oder der so gedeutete Knochen bleibt unansehnlich (Fig. 242 *B*) und schickt dem Postorbitale und dem Jugale einen kurzen Fortsatz entgegen, während es in noch anderen Fällen sich nach vorn ausschließlich dem Jugale verbindet (Fig. 242 *C*), welches dem Cranium durch ein unbedeutendes Knochenstück, das ich für das Postorbitale halte, sich anschließt. Ich nehme also an, dass das schon bei den Anderen kleine Postfrontale hier völlig verschwunden ist (Uromastix). Von dem Befunde bei Sphenodon hat sich aber doch noch etwas erhalten, indem ein Fortsatz des Squamosum oberhalb des Quadratum sich zum Parietalfortsatze in der occipitalen Spange erstreckt. Weitere Reductionen ergeben sich bei Ascalaboten. Die occipitale Spange ist deprimirt, nach hinten gerichtet. Sie enthält noch ein schwaches Squamosum. Aber die temporale Spange ist verschwunden und ebenso der orbitale Abschluss, indem das Jugale auf ein dem Maxillare angeschlossenes Rudiment reducirt ist (Phyllodactylus). Somit kommt hier, zumal auch das Postorbitale fehlt, das ursprünglich reiche äußere Gerüst zu seinem fast gänzlichen Schwunde.

Bei den *Schlangen* ist sowohl die temporale als auch die occipitale Knochenspange verschwunden, so dass das Quadratum nur durch einen als Squamosum bezeichneten Knochen dem Schädel verbunden ist. So entspringt daraus für den Kieferstiel größte Beweglichkeit. Ein Postfrontale (Fig. 239 *C*), welches vielleicht mehr einem Postorbitale entspricht, schließt die Orbita ab. Ein solcher Abschluss fehlt bei den *Vögeln*, Orbita und Schläfengrube hängen unmittelbar mit einander zusammen, hinten vom Quadratum abgegrenzt. Die Mächtigkeit des Sehorgans hat bedeutenderen Raum beansprucht. So fehlt denn auch die temporale Spange der Crocodile und Lacertilier und es besteht nur die Jugale-Quadratverbindung, wobei vom Quadratum aus ein schlankes Quadratojugale sich zum ebenso dünnen Jugale erstreckt. Da ein Postfrontale mit dem Squamosum verbunden ist, kann darin wohl die Andeutung einer Temporalspange, die an das Verhalten der Crocodile erinnert, gesehen werden (GAUPP).

Ein neuer, vielleicht vom Ectopterygoid der Fische abstammender Knochen ist das *Transversum* (Figg. 239 *B*, *C*, 240 *B*, 241 *A*), welches das Pterygoid mit dem Maxillare verbindet. Es scheint bei Schildkröten ins Pterygoid aufgenommen zu sein und ist bei den Vögeln verschwunden.

Es sind oben nur die hauptsächlichsten Befunde des Craniums von Schlangen und Lacertiliern angeführt. Zahlreiche andere Modificationen blieben übergangen. Nur eine sei noch erwähnt, der Verschluss der Schläfengrube durch das weit nach hinten sich dehnende Postfrontale (Lygosoma).

Das bei den Sauropsiden bestehende verschiedene Maß des Anschlusses des Quadratums an das Cranium äußert sich auch im Verhalten des Kiefergaumengerüstes. Bei den weitmäuligen Schlangen in hohem Grade beweglich, ist es bei den engmäuligen in festerer Verbindung und ebenso auch bei den Eidechsen. Die Anfügung der Pterygoidea an die Fortsätze des Basisphenoid scheint ersteren noch ein

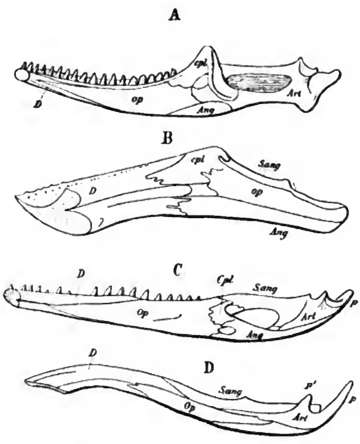
freilich geringes Maß der Beweglichkeit zu gestatten, während die *Ausbildung der homologen Verbindung zu einem Gelenke* bei den Vögeln für die Beweglichkeit des ganzen Oberkiefergaumengerüstes von Bedeutung wird. Durch das Quadratum wird vermittels des Pterygoid und Quadratojugale bei der Öffnung des Schnabels dessen obere Hälfte gehoben, wobei auch die Prämaxillarverbindung am Frontale, die zu einem Charniergelenk sich ausbilden kann, wirksam wird. Am bedeutendsten ist diese Beweglichkeit bei den Papageien entfaltet.

Der Unterkiefer articulirt in allen Fällen mit dem Quadratbein und besteht noch aus denselben Theilen wie bei Fischen. Zu diesen tritt noch ein Coronoidstück. Das Dentale ist das bedeutendste, umfasst auch bei Reptilien noch Reste des Meckelschen Knorpels. Beide Hälften sind bei den weitmäuligen Schlangen gegen einander beweglich verbunden.

Bei Schildkröten und Vögeln verschmelzen beide Dentalia sehr frühzeitig und bei den Vögeln erhalten sich für die anderen Knochen meist nur Spuren der ursprünglichen Trennung.

Das Operculare fehlt bei manchen Eidechsen (Chamaeleo).

Fig. 243.



Unterkiefer von Sauropsiden von der Innenseite. *A* Eidechse. *B* Schildkröte. *C* Crocodil. *D* Vogel. *D* Dentale. *op*, *Op* Operculare. *Ang* Angulare. *Art* Articulare. *S.ang* Supraangulare. *cpl*, *Cpl* Complementare. *p*, *p'* Fortsatz des Articulare.

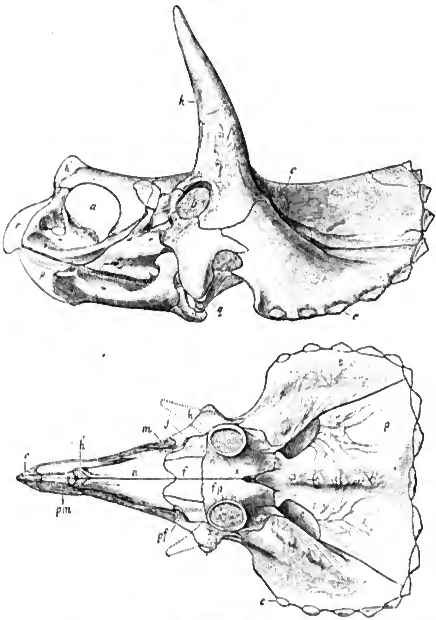
§ 119.

Die im Bereiche der lebenden Reptilien im Schädelbau ausgedrückte Divergenz tritt noch bedeutender bei untergegangenen Abtheilungen hervor, und wenn auch viele derselben sich als in der Vorfahrenreihe der späteren befindlich erkennen lassen, so stehen wieder andere in weiter Entfernung von den lebenden Formen. Der Einfluss der Lebensweise, wie er durch die Bezahnung, ihre Ausdehnung an den Kiefern oder durch den Befund der Zähne selbst an jenen Schädeltheilen zum Theil schon in recenten Zuständen sich darstellt, kommt dort in vielerlei Umgestaltungen zur Geltung. Die bedeutende, vorwiegend durch das Praemaxillare gebildete Verlängerung der Kiefer bei *Ichthyosauriern* lässt auch das Nasale sehr daran Theil nehmen, welches bei

anderen eine beträchtliche Verlängerung der Kiefer besitzenden Formen, wie bei den Vorläufern der Crocodile ähnliche Beziehungen darbieten kann (Gavialosuchus), während es bei den gavialähnlichen Teleosauriern jene Kieferverlängerung den Praemaxillaria überlässt.

Durch Ausbildung von Hörnern empfängt der Schädel Veränderungen unter den *Dinosauriern* bei den Ceratopsiden. Die Nasalia besitzen bei Ceratosaurus

Fig. 244.



Schädel von **Triceratops flabellatus** in seitlicher und in oberer Ansicht. 1/20. *h* Hornzapfen des Postfrontale. *h'* Horn des Nasale. *a* Nasenregion mit fehlendem Septum. *b* Orbita. *p* Parietale. *s* Squamosum. *fp* Postfrontale. *f* Frontale. *n* Nasale. *p* Praedentale. *pm* Praemaxillare. *r* Rostrale. *pf* Praefrontale. *j* Jugale. *m* Maxillare. *q* Quadratum. *c* Temporalgrube. *e* Randknochen des Squamosum und Parietale. (Nach Marsh.)

einen rauhen Kamm, welcher nur einem Horne als Unterlage gedient haben kann. Zwei mächtige knöcherne Hornzapfen entspringen von den Stirnbeinen bei Ceratops und ähnlich verhält sich auch Triceratosaurus, welcher ein nasales Horn

trug, aber bei diesen riesenhaften Dinosauriern erheben sich die mächtigen Hornzapfen (in Fig. 244 unten nur in Umrissen, von oben gesehen, angedeutet) von den Postfrontalia (Fig. 244 *fp*). Von dieser Ausbildung ist auch das mediane Aneinanderrücken der Postfrontalia abzuleiten, wodurch die Frontalia und Parietalia außer den sonst allgemeinen Anschluss treten. Wie durch die Vergrößerung der Nasalia und der Postfrontalia die Frontalia an Umfang auffallend zurücktreten, so sind wieder andere Knochen in sonst unerhörter Ausbreitung. Parietalia und Squamosa bilden nach Begrenzung einer Fossa temporalis, an welcher nur wenig das Postfrontale theilnimmt, eine mächtige, über den Nacken sich kragenartig erstreckende Ausbreitung, die an ihrem Rande mit kleinen Knochenstücken (*e*) besetzt ist. Auch diese Umgestaltungen von Schädelknochen müssen mit der Hornbewaffnung des Kopfes in Zusammenhang erkannt werden, indem das Massiv des Schädels auch die Nackenmuskulatur ausbildend beeinflussen musste, die mit ihren Schädelinsertionen an jenem Knochen die Vergrößerung hervorrief. Wir verweilten bei diesen Zuständen, weil sie für die Wirkung localer Veränderungen auf entferntere Theile ein das Verständnis förderndes Beispiel sind.

Endlich kommen noch in unsere Betrachtung *vor* den Kiefern liegende Knochen. Ein vor dem Praemaxillare befindlicher Knochen, das *Rostrale* (Fig. 244 *r*), ist mit einem *Praedentale*, welches vor dem Dentale liegt, bei Ceratopsiden verbunden. Das letztere Stück kommt auch bei anderen Dinosauriern (Iguanodon, Hadrosaurus) vor und ward auch als Symphysenknochen des Unterkiefers aufgefasst. Die Deutung dieser Knochen hat sich aber wohl an die präoralen Skeletbildungen anzureihen, die wir bei Fischen trafen (§ 113) und von denen auch bei Amphibien noch Spuren bestehen (S. 269), so dass also jene Kiefertheile sehr alter Abstammung wären. Wir wollen dazu jedoch bemerken, dass für diese Annahme alle specielleren Begründungen ausstehen. Die Randstücke des Parietale und Squamosum von Triceratops dürften directe Abkömmlinge des Integuments sein, welches der Rand jener Schädelknochen erreichen musste.

Über den Schädel der Sauropsiden s. außer den schon citirten Schriften von CUVIER (Oss. foss.), KÖSTLIN, CALORI, HUXLEY (Elements, PARKER u. BETTANY u. A.: TH. H. HUXLEY, Classification of birds. Proc. zool. Soc. 1867. und Classification etc. of Aletromorphae and Heteromorphae. Proc. zool. Soc. 1868. W. K. PARKER, On the Structure and Development of the Skull in Lacertilia. I. Philos. Transact. Vol. 170. Derselbe, On the Structure and Development of the Skull in the common Snake (Tropidonotus natrix). Philosoph. Transact. 1873. Derselbe, On the Structure and Development of the Skull of the common fowl (Gallus domesticus). Philos. Transact. Vol. 156. 1866. Derselbe, Development of the Skull in the ostrich tribe (Struthio camelus). Philos. Transact. Vol. 156. 1866. FR. SIEBENROCK, Zur Kenntnis des Kopfskelets der Scincoiden, Anguiden u. Gerrhosauriden. Annalen d. K. K. Nat. Hofmus. Bd. VII. Heft 3. 1892. M. J. WALKER, On the form of the Quadrate bone in Birds. Stud. from the Mus. of Zool. Dundee. 1888. W. K. PARKER, On the Skull of the Crocodilia. Proceed. Zool. Soc. 1882. O. C. MARSH, The Dinosaurs of North-America. Washington 1896. L. DOLLO, Notes sur les dinosauriens de Bernissart. Extrait du Bulletin du Mus. royal. T. I. Bruxelles 1882—84. CH. AEBY, Mechanismus des Kiefergelenks der Vögel. Arch. f. Anat. u. Phys. 1873. E. GAUPP, Beitr. z. Morphologie des

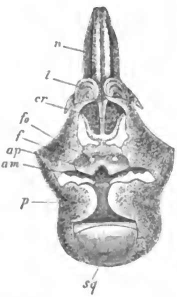
Schädels. III. Morpholog. Arbeiten. Bd. IV. Derselbe, Über die Columella etc. Anat. Anz. Bd. VI.

Säugethiere.

§ 120.

Auch für den Schädel der *Säugethiere* besteht das Primordialcranium als erster Zustand, bei bedeutender basaler Entfaltung zeigt es nur an der Decke die Rückbildung. Doch ist das Maß der Erhaltung des Knorpels verschieden in den einzelnen Abtheilungen und kann sich sogar von der Seite her in die Frontal- und Parietalgegend erstrecken (Fig. 245). Wie bei den Sauropsiden nimmt der N. hypoglossus seinen Durchtritt durch den occipitalen Abschnitt des Craniums, welches also hier gleichfalls ihm ursprünglich fremde Theile (einige Wirbel) sich angefügt hat. Von einer solchen Veränderung bestehen ontogenetische Zeugnisse, indem zwar nicht bereits knorpelige Wirbel, sondern deren in den Metameren gegebene indifferente Vorläufer dem Kopfe sich anfügen (A. FRORIEP). Diese Übereinstimmung mit den Sauropsiden bedingt aber noch nicht eine Ableitung des Säugethiercraniums von jenem, deutet vielmehr nur auf gemeinsamen Ursprung, der dem Amphibienstamme näher gelegen sein wird.

Fig. 245.



In Ossification begriffenes Primordialcranium eines 4" langen Schweinsembryo. Der Knorpel ist punktirt. *Sq* Occipitale superius. *p* Parietalknorpel. *am* Alisphenoid. *ap* Orbitosphenoid. *fo* Foramen opticum. *f* frontaler Knorpel. *cr* Lamina cribrosa. *l* Ethmoid. *n* knorpelige Nase. (Nach SPÖNDLI.) (Aus KÖLLIKER.)

Außer der stets knorpelig angelegten Occipitalregion kommt auch der Labyrinthabschnitt des Knorpelcraniums zur Ausbildung, und an demselben die beiden, auch den Sauropsiden zukommenden Fenster. Vor der Chorda setzen sich die vorderen Schädelbalken, eine Lücke begrenzend, in die zu bedeutenderem Umfange gelangende Ethmoidalregion fort, in welcher, der Ausbildung der Nasenhöhle gemäß, durch deren knorpelig angelegte Riechwülste (*l*) eine die unteren Abtheilungen bedeutend übertreffende Complication schon am primordialen Schädel Platz greift.

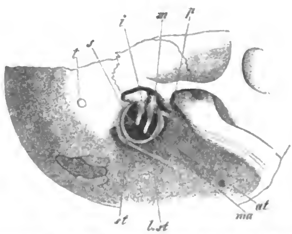
Für die äußere Gestaltung ergeben sich Anschlüsse an Amphibien, theilweise auch an Reptilien (Schildkröten), indem nur eine Skeletspange und zwar infraorbital sich erstreckt. Wenn auch davon weitere Abgrenzungen an der Oberfläche ausgehen, so geschieht dies nur durch secundäre Processe, und es geht daraus keine an das Spangenwerk der Rhynchocephalen oder anderer Reptilien sich anschließende Bildung hervor. Da das Quadratum in andere Dienste trat, geht die Spange vom Squamosum aus (Jochbogen) und damit erscheint der letzte Rest der bei Fischen beginnenden seitlichen Kopfpanzerung.

Die Reduction der Zahl von Knochen, die an der Oberfläche des Craniums erscheinen, betrifft vor Allem solche, die bei Reptilien an der Spangenbildung Theil nahmen, nachdem sie bei Stegocephalen in gleichmäßigem Gefüge bestanden. Wenn

die Ausbildung des äußeren Stützwerks an die Kaumuskulatur geknüpft war, so wird die geringere Entfaltung der Spangen mit minderen Ansprüchen von Seiten jener Muskulatur zusammenhängen, wenn auch die Hirnkapsel einen Theil der Ursprungsflächen bietet. Es geht aber aus den im Verhalten des Gebisses liegenden Thatsachen hervor, dass wenig voluminöse Zähne bei Säugethieren den Anfang bildeten, dass also auch keine bedeutende Ausbildung der Muskulatur vorhanden gewesen sein wird. Was dann für die Ausdehnung der Muskelursprünge noch erforderlich ist, wird vom Cranium selbst geboten.

Das Verhalten der ersten Visceralbogen, die von den Fischen an dem Kopfskelet bedeutende Bestandtheile lieferten, begründet die Auffassung des Kopfskelets der Säugethiere als einer jenseits der Sauropsiden zu Stande gekommenen Bildung. Während der zweite Visceralbogen an seinem proximalen Abschnitte die bei den Amphibien erlangte Umbildung in den wesentlichen Punkten fortsetzt und, rudimentär geworden, einen dem Gehörapparate dienstbaren Skelettheil darstellt, welcher bei den Säugethieren der *Stapes* ist, sind am ersten Visceralbogen neue und bedeutende Veränderungen vor sich gegangen. Sein proximaler Abschnitt, aus dem wir das Quadratum der Amphibien und Sauropsiden entstehen sahen, erlangt keine voluminöse Ausbildung und ist in der Vergleichung mit den Sauropsiden als rudimentär werdend aufzufassen, wenn er auch in einer bestimmten Form erhalten bleibt. Er kommt ebenfalls dem Gehörapparate zu Gute, indem er ein Gehörknöchelchen, den *Amboss* (*Incus*) bildet. Diese Umgestaltung, die nur aus einer Reduction entsprungen sein kann, ist geknüpft an Veränderungen des ventralen Abschnittes jenes Bogens. Der den primitiven knorpeligen Unterkiefer repräsentirende Abschnitt wird nur mit seinem Endstücke die Grundlage des Unterkiefers der Säugethiere, mit jenem Theile, welcher den *Meckel'schen Knorpel* vorstellt, indess der proximale Abschnitt des Knorpels, aus welchem, dem Quadratum articulirend, das Articulare hervorging, in der voluminöseren Ausbildung zurückbleibt und in ein Skeletgebilde übergeht, welches als *Hammer* (*Malleus*) dem Amboss gelenkig angefügt bleibt. Wie dieser leistet es dem Gehörorgan Dienste. Aus dem 1. Visceralbogen sind also zwei an Volum reducirte Stücke in neue Verhältnisse gelangt und der Unterkiefer nimmt nur einen Abschnitt des ihm in den unteren Abtheilungen zu Grunde liegenden Knorpels in

Fig. 246.



Seitliche Ansicht des Schädels eines menschlichen Fotus mit den Gehörknöchelchen. Ein Theil der oberen Begrenzung der Paukenhöhle sowie das Trommelfell ist weggenommen. *at* Annulus tympanicus, von welchem ein oberer Theil entfernt ist. *m* Hammer. *ma* Manubrium des Hammers. *p* Processus Meckelii, an der Innenseite des Unterkiefers sich hinziehend. *i* Amboss. *s* Steigbügel. *st* Processus styloides. *l.st* Ligamentum stylohyoideum, zum vorderen Horn des Zungenbeins ziehend. *t* Foramen mastoideum.

Anspruch, jenen, an dem das Dentale entsteht, welches jetzt für sich allein den Unterkiefer der Säugethiere herstellt.

Die im Säugethierstamme zu Stande gekommene Scheidung des Unterkiefers, welche am vorderen Abschnitte eine vom Dentale ausgehende Ausbildung, am hinteren oder proximalen eine Reduction darbietet, begründet mit der am Quadratum entstandenen Reduction die Entfernung der Säugethiere von den Sauropsiden. Keine Form derselben, der lebenden sowohl wie der fossilen, bietet einen an jenen Zustand anknüpfenden Befund. Dagegen sahen wir innerhalb der Amphibien eine Differenzirung des Unterkiefers sich ausbilden (S. 369), welche im Bereiche jener Veränderungen befindliche Zustände darstellt, wie sie in einem Hauptpunkte auch bei Säugethieren sich zeigen (s. Anmerk.). Diese erblicke ich in der Sonderung des vorderen Abschnittes des knorpeligen Unterkiefers. Nur unter der Voraussetzung, dass diese Strecke unter Ausbildung eines Dentale zu selbständiger Function gelangte, ist die Reduction des Articularstückes verständlich und ebenso dessen allmähliche Eliminirung aus dem Unterkiefercomplex. Zu einer solchen partiellen Verwendung der Gesammtanlage liefert das beregte Verhalten der anuren Amphibien ein Beispiel, aber nicht eine Vorstufe. Jener Zustand ist bei den Säugethieren dauernd geworden, und wenn wir die Formen nicht kennen, bei denen die Übergänge in den gegenwärtigen Befund bestanden, so sind sie aus dem thatsächlichen Verhalten in bestimmter Art zu erschließen. Es zwingt dazu die Berücksichtigung des functionellen Verhaltens der betreffenden Theile. Aus der Scheidung der Function am primitiven Unterkiefer musste die Reduction des Articulare hervorgehen. Sobald es nicht mehr mit dem neuen, im Dentale gegebenen Unterkiefer gemeinsam thätig war, wird die mindere Ausbildung verständlich, denn sie erscheint als Folge der functionellen Ausscheidung aus dem Unterkieferverbande. Die gleiche Reduction muss aber auch das Quadratum treffen, nachdem das Articulare, in dessen Verbindung mit dem Cranium die Hauptbedeutung des Quadratum lag, nicht mehr dem Unterkiefer angehört. So verfallen diese beiden Skelettheile, in ihrer Gelenkvereinigung sich forterhaltend, gleichem Geschick und bewahrten auch in rückgebildetem Zustande ihre Existenz, indem sie neue Verrichtungen übernahmen. In dem relativ nicht geringen Umfange der Gehörknöchelchen bei ihrem ersten Erscheinen liegt noch ein Hinweis auf ihr ursprünglich bedeutenderes Volum. Ein Theil der Reduction vollzieht sich daher noch ontogenetisch, indem jene Skeletgebilde in ihrer Ausbildung mit den anderen nicht gleichen Schritt halten, sondern sehr bald ihr späteres Volum erlangen.

Die knorpelige Anlage des Craniums erhält sich bei Säugethieren viel länger und umfänglicher als bei den Sauropsiden nach dem Beginne des Verknöcherungsprocesses fort (vergl. Fig. 245), am längsten in der Ethmoidalregion, von der ausgehend auch noch in dem Gerüst der äußeren Nase knorpelige Theile bestehen. Dieses Verhalten bildet wieder eine nicht geringe Verschiedenheit von den Sauropsiden und schließt näher an die Amphibien an. Jene knorpeligen Fortsetzungen des Primordialcraniums sind sowohl in ihrem medianen, von der Nasenscheidewand kommenden Theile, als auch mit lateralen, mehr oder minder mit der ersteren in

Verbindung bleibenden Partien der Ausgangspunkt vieler Umgestaltungen, wie wir ihnen z. B. in der *Rüsselbildung* vieler Säugethiere begegnen. Damit gelangen Theile des Primordialcraniums in das Bereich des Integuments, auch mit Muskulatur, und gewinnen mit diesem zusammen neue Bedeutung.

In dem zur Umschließung der Chorda gelangenden basalen Knorpel wirkt ungleiches Wachsthum auf die erstere ein und lässt dieselbe in einer Reihe von längeren eingeschnürten Strecken erscheinen, welche durch erweiterte Stellen (3) von einander geschieden sind (KÖLLIKER). Dieses Verhalten auf Wirbel zu beziehen, besteht kein triftiger Grund, nachdem weder bei Fischen noch bei Amphibien knorpelige Wirbelanlagen in dem parachordalen Abschnitte der Schädelbasis bestehen und das, was wir bei Fischen (S. 349) als Anschluss von Wirbeln fanden, nur die Occipitalregion betrifft. Auch das relativ späte Auftreten jener Erweiterungen der Chorda ist jener Deutung nicht günstig.

Die Ontogenese zeigt den Meckel'schen Knorpel mit der Anlage des Hammers als einen continuirlichen, und zwar ziemlich lange Zeit hindurch. Erst spät kommt die Trennung zu Stande, die sich nicht als eine Abgliederung des Knorpels darstellt. Ontogenetisch zeigt sich also nichts, was eine vom Meckel'schen Knorpel einmal erlangte Selbständigkeit dem Articulare gegenüber erwies, und es muss daraus die Vorstellung entstehen, dass das Articulare mit dem Unterkiefer stets im Verbande war, wie es sich ja thatsächlich bei Ichthyopsiden und Sauropsiden findet. Diesen Zustand sehen wir auch für die Säugethiere als einen deren Vorfahren treffenden an, aber aus ihm ist der spätere Zustand *nicht direct ableitbar* und es wird ein anderer nothwendig, welcher die Abgliederung darbot, denn es bleibt die Hammerbildung aus dem Articulare des Unterkiefers absolut unverständlich, wenn jener Zusammenhang dauernd bestand und wenn nicht der secundäre Unterkiefer vorher zur Function gelangt war. Die Ontogenese tritt auch hier in Widerspruch mit der Vergleichung. Eine Lösung kommt nur durch die Annahme einer cänogenetischen Erscheinung, welche aus dem bei den Säugethieren längere Zeit hindurch dem Unterkiefer zukommenden Functionsmangel entsprang. Dieser entsteht dem Unterkiefer während der Dauer der Fötalperiode und das spätere In-Function-treten gestattet für die Erhaltung des primitiven Verhältnisses einen längeren Zeitraum, als bei früherem Eintritte des Kiefers möglich wäre.

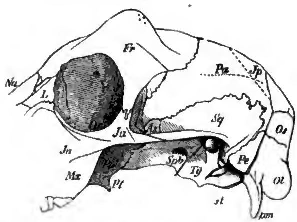
Über das Primordialcranium der Säugethiere s. A. BIDDER, De Cranii conformatione. Dorpati 1847. A. KÖLLIKER im 2. Berichte von der zoot. Anstalt zu Würzburg. 1849. und Entwickelungsgesch. 2. Aufl. SPÖNDLI, Der Primordialschädel der Säugethiere und des Menschen. Diss. Zürich 1846. W. K. PARKER, On the structure and development of the Skull in the Pig (Sus scrofa). Philos. Transact. 1874. E. DURSY, Entwickelungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere. Mit Atlas. Tübingen 1869. W. K. PARKER, On the structure and development of the Skull in the Mammalia. P. I. Edentata etc. Philos. Transact. 1884. 1885. W. K. PARKER & G. T. BETTANY, Morphologie des Schädels. Übersetzt von B. VETTER. Stuttgart 1879.

§ 121.

Am knöchernen Schädel kommen bei den Säugethieren die Bestandtheile, welche wir in den unteren Abtheilungen fanden, in etwas verminderter Anzahl zur Ausbildung, welche manche mehr, andere weniger trifft, so dass einzelne nur durch bald mit der Nachbarschaft verschmelzende und damit ihre Selbständigkeit einbüßende Ossificationen vertreten sind, indess wieder andere, ohne eine Spur hinterlassen zu haben, fehlen.

Im Occipitalsegment bilden die seitlichen Stücke mit je einem Theile des *Occipitale basilare* (Fig. 247 *Ol*) die beiden Gelenkköpfe des Hinterhauptes. Mit den Sauropsiden besteht hier die Übereinstimmung, dass drei Knochen des Schädels an jener Articulation betheiligt sind, während an die Amphibien die Duplicität des Condylus erinnert, wie denn die Condylusbildung auch auf die Occipitalia lateralia sich beschränken kann. Das Übergreifen auf das Basioccipitale stellt sich überhaupt als eine secundäre Erscheinung dar. Die Occipitalia lateralia begrenzen mit dem Basioccipitale das Foramen occipitale, indem sie oben das *Occipitale superius* (*Os*) zwischen sich fassen, welches auch von dem Rande des Foramen magnum ausgeschlossen sein kann. Eine Verwachsung der vier Stücke zu Einem ist eine fast regelmäßige Erscheinung, doch können sie auch lange getrennt bleiben (Beutelthiere). Bei vielen Säugethieren (manchen Beutelthieren, Ungulaten etc.) steigen von den Occipitalia lateralia lange Fortsätze (*pm*) herab (*Processus paramastoidei*), welche Muskelinsertionen dienen.

Fig. 247.



Seitliche Ansicht des Hirntheils eines Ziegenschädels. *Ol* Occipitale laterale. *Os* Occipitale superius. *Jp* Interparietale. *Pa* Parietale. *Pe* Petrosum. *Sq* Squamosum. *Ty* Tympanicum. *Sph* Basisphenoid. *As* Alisphenoid. *Ors* Orbitosphenoid. *Fr* Frontale. *Na* Nasale. *L* Lacrymale. *Ju* Jugale. *Mx* Maxillare superius. *Pal* Palatinum. *Pt* Pterygoid. *pm* Processus paramastoideus. *st* Processus styloides.

An der Region der knorpeligen Gehörkapsel finden sich nur im frühesten Zustande discrete Ossificationen. Sie bilden Knochenkerne, welche theilweise den bei Fischen und Reptilien bestehenden Otica entsprechen und mit einer von außen hinzutretenden Ossification bald zu einem einzigen Stücke, dem *Petrosum* (*Pe*), verschmelzen, dessen größerer Abschnitt mit der lateralen Ausdehnung der Schädelhöhle an die Basis cranii rückt. Die Reduction der Ossa periotica auf zum Theil unansehnliche Knochenkerne muss mit der Minderung des Umfanges des häutigen Labyrinthes im Zusammenhang beurtheilt werden. Bei Amphibien schon beginnend, ist sie bei den Säugern zu einem höheren Grade gelangt und betrifft vorwiegend die Bogengänge. Der laterale Theil des Petrosum erhält Anlagerungen von anderen, aus dem umgebildeten Visceralskelet stammenden Knochen und wird zur medialen Wand der Paukenhöhle. Diese trägt die bereits oben erwähnten Fenster (Fenestra ovalis und Fenestra rotunda). Der hintere, mit einem selbständigen Knochenkern ossificirende Abschnitt des Petrosum ist in seitlichem Anschluss an die Occipitalia lateralia und wird als Pars mastoides unterschieden, da er beim Menschen den Processus mastoides trägt.

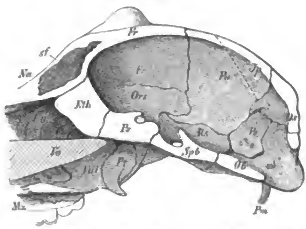
Oben fügt sich an das Petrosum das *Squamosum* (*Sq*), welches zuweilen mit dem Petrosum zum Schläfenbein (Temporale) verschmilzt, dessen »Schuppe« es bildet. Bei einigen ist es, dem ursprünglichen Zustande entsprechend, ganz von

der Schädelhöhle ausgeschlossen, bei anderen tritt nur ein kleiner Theil zur Innenfläche des Schädels (Cetaceen, Wiederkäuer). Erst bei den Primaten ist dieser Theil beträchtlicher und führt zu dem für den Menschen bekannten Verhalten. Dieses Einrücken des Squamosum in die Begrenzung der Schädelhöhle steht mit der an das Volum des Gehirns sich anpassenden Erweiterung jenes Raumes in Connex. Ein nach vorn gerichteter Fortsatz (Processus jugalis) des Squamosum trägt zur Bildung des Jochbogens bei.

Eine bedeutende Verschiedenheit von den niederen Zuständen giebt sich an dem weiter vorn befindlichen Abschnitte des Schädels kund. Die hier basal und lateral das Cavum cranii begrenzenden Knochen bieten eine viel ansehnlichere Volumsentfaltung und damit zugleich selbständigeres Gepräge als bei den Sauropsiden, wie sie denn auch zahlreicher als bei den lebenden Amphibien sind. Die Erweiterung der Schädelhöhle auch nach vorn zu zeigt Theile in deren Begrenzung treten, welche, wie bei manchen Fischen und auch da in beschränkter Art, in ähnlicher Beziehung sich fanden.

Die vor der Schläfenregion befindliche Sphenoidalregion wird aus zwei vollkommen entwickelten Segmenten zusammengesetzt. Das Basalstück des hinteren Segments (*Sphenoidale basilare*, *Basisphenoid*, Fig. 248 *Spb*) stößt unmittelbar an das Basioccipitale und trägt seitlich die Alae temporales (*Alisphenoid*), welche sich zur Schläfengegend erstrecken. Eine bedeutende Ausbildung, die den Knochen den Namen Alae magnae verschaffte, gewinnen sie erst bei den Primaten. Während bei den Sauropsiden das Basisphenoid Fortsätze entsendete, an welche die Pterygoidea sich anlegten, so kommt hier etwas Ähnliches zu Stande durch absteigende Fortsätze des Alisphenoid, die von seiner Basis entspringen. Diese Fortsätze treten zugleich in die laterale Begrenzung der Pterygoidea. Vor dem Basisphenoid liegt das *Praesphenoid* (*Ps*) mit den *Alae orbitales* (*Orbitosphenoid*), bei den meisten Säugethieren umfänglicher als das Alisphenoid und bei den Monodelphen durch das Foramen opticum ausgezeichnet. Die beiden medianen Stücke dieser Region bleiben bei den Säugethieren stets oder doch sehr lange getrennt. Beim Menschen verschmelzen sie frühzeitig zum einheitlichen Körper des Keilbeines. Durch diese Gliederung der Schädelbasis (vergl. Fig. 248) in drei oder, mit dem Ethmoid in vier auf einander folgende und damit eine Metamerie ausdrückende Abschnitte entstand der erste Impuls zur Vergleichung des Craniums

Fig. 248.

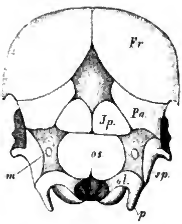


Senkrechter Medianschnitt durch denselben Schädel. *Ob* Occipitale basilare. *Ps* Praesphenoid. *Eth* Ethmoid (senkrechte Platte des Siebbeins, deren vorderer Rand in die hier entfernte knorpelige Nasenscheidewand sich fortsetzt). *Eth'* Muscheln des Ethmoid. *Vo* Vomer. *sf* Sinus frontalis. Die übrige Bezeichnung wie in der vorhergehenden Figur.

mit der Wirbelsäule. In jenen Abschnitten hat man Wirbel gesehen. Es ist oben (S. 318) bemerkt worden, wie heute kein Recht dazu mehr besteht.

Am Schädeldache treffen sich wieder die bekannten Deckstücke, die bei bedeutender Ausdehnung der Schädelhöhle an Umfang gewinnen. Die *Parietalia* (Figg. 247, 248 *Pa*) sind häufig (bei Monotremen, manchen Beutelthieren, den Wiederkäuern und Einhufern) unter einander verwachsen. Zwischen sie fügt sich von hinten her ein an das Occipitale superius grenzendes Knochenstück, das *Interparietale*, welches gleichfalls eine paarige Anlage besitzt (Fig. 248). Es verschmilzt meist, wie bei den Carnivoren und Primaten, mit dem Occipitale superius (Figg. 249, 248 *Jp*), aber auch mit den Parietalia (bei Nagern und Wiederkäuern). Den Schweinen fehlt es. Es ist ein anscheinend neu auftretender Theil am Säugethierschädel, von sehr verschiedenem Umfange, welcher wieder mit der Ausdehnung des Cavum cranii correlat ist. Ob es sich von einem in niederen Zuständen selbständigen Knochen ableitet, bleibt zu ermitteln.

Fig. 249.



Cranium eines **Rindsembryo** von hinten. *Jp* Interparietale. *sp* Squamosum. *p* Processus paramastoideus. *ol* Occipitale laterale. *os* Occipitale superius. *m* Epioticum. *Pa* Parietalia. *Fr* Frontalia.

Die *Frontalia* (*Fr*) im Anschluss an die Alae orbitales sind immer paarig, bei einzelnen verwachsen sie, z. B. bei Elephas, Rhinoceros, auch bei den Prosimiae, Insectivoren und Chiropteren und den Primaten. Von den Praefrontalia und Postfrontalia hat sich keine sichere Spur erhalten, doch fehlt es nicht an Andeutungen.

Der vorderste Abschnitt des Primordialcraniums bietet die bedeutendsten Modificationen. Er entfaltet sich zur Wandung der Nasenhöhle, unter Bildung mannigfacher, in dieselbe einragender Vorsprünge. Von unten her lagern sich an ihn Skelettheile des Kiefergaumenapparates, gegen welche eine mediane Knorpellamelle, als Scheidewand der Nasenhöhle, herabsteigt. An dieser entsteht als Belegknochen der *Vomer* (Fig. 248 *Vo*), der von der Mundhöhle ausgeschlossen bleibt. Aus der noch bei Amphibien horizontalen Ausdehnung ist er, wie schon bei einem Theile der Reptilien, in die ihm jetzt allgemein zukommende verticale Stellung übergegangen, indem seine knorpelige Unterlage mit der Ausdehnung der Nasenhöhle nach hinten sich gleichfalls vertical gestaltet hat. Er bildet dann in der Regel die Scheidewand der Choanen. Durch Verknöcherung beider Seitenhälften des Ethmoidknorpels und der davon ausgehenden lamellösen Fortsätze (Riechwülste, Muscheln) entstehen zwei *Ethmoidstücke*. Sie begrenzen einen Theil der Schädelhöhle vor dem Praesphenoid, zum Durchlass des Olfactorius durchbrochen. Bei Ornithorhynchus bestehen hier nur zwei Öffnungen, dagegen zahlreichere bei den übrigen, und gestalten jenen Abschnitt zur Siebplatte (Lamina cribrosa). Aus der Verschmelzung beider seitlichen Hälften mit dem medianen Stücke (Fig. 248 *Eth*) (Lamina perpendicularis) geht ein unpaarer Knochen hervor.

Selbständig ossificiren die Turbinalia mit ihren außerordentlichen Verschiedenheiten, wie bei dem Geruchsorgan erörtert wird. In der Regel wird der Ethmoidalabschnitt von anderen Knochen, vorzüglich jenen des Kiefergaumenapparates, so überlagert, dass kein Theil seiner Oberfläche zu Tage tritt. Außer bei einigen Edentaten gelangt nur bei Primaten ein Theil der seitlichen Fläche als »*Lamina papyracea*« in die mediale Begrenzung der Augenhöhle.

An der Außenfläche der Ethmoidalregion finden sich als Belegknochen die *Lacrymalia* und *Nasalia*. Erstere (*L*) sind minder beständig und scheinen oft in benachbarte Knochen überzugehen, so dass sie als discrete Theile vermisst werden (Pinnipedier). Auch den Delphinen fehlen sie. Wie bei den Sauropsiden bilden sie einen Theil der vorderen Begrenzung der Orbita und treten gleichfalls auf der Antlitzfläche des Schädels vor, von der sie sich bei Primaten mehr oder weniger an die mediale Orbitalwand zurückgezogen haben. Bezüglich der *Nasalia* (*Na*) bestehen nur untergeordnete, theils durch eine Rückbildung (Cetaceen), theils beträchtliche Volumentfaltung ausgedrückte Verschiedenheiten. Ihre Ausdehnung entspricht nur zum Theil jener der Nasenhöhle, indem sie mehr mit einer Verlängerung des Gesichtstheiles des Schädels in Zusammenhang steht. Klein sind sie bei den meisten Primaten, bei manchen unter einander in Concrescenz (Orang).

Durch die Ausbildung des Raumes der Nasenhöhle und die Entstehung des Gaumens kommt die ursprüngliche Basis cranii mit ihrem vorderen Abschnitte in die Decke derselben, und dieser bei Reptilien bereits begonnene Process (Schildkröten, Crocodile) gestaltet sich wesentlich durch die Volumentfaltung des Gehirns in anderer Weise als er dort erschien, indem die Nasenhöhle vom Schädelraume theilweise überlagert wird.

Die in der knorpeligen Labyrinthkapsel auftretenden Verknöcherungen sind zwar von den schon bei Fischen entstandenen, discret bleibenden Knochenbildungen ableitbar, der Verlust ihrer Selbständigkeit aber, wie er sich in der frühzeitigen Concrescenz kund giebt, lässt sie auch nicht mehr als besondere Gebilde aufführen, um so mehr als die Deutung einzelner jener Ossificationen noch keineswegs feststeht.

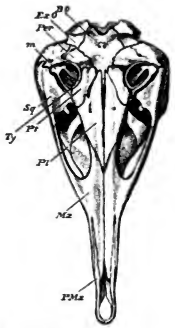
S. darüber außer PARKER (l. c.), KÖLLIKER (l. c.); E. FICALBI, Sulla ossific. delle capsule periotiche nell' uomo e negli altri mammiferi. Roma 1887.

§ 122.

Während in dem Oberkiefergaumenapparat die ihn schon in den unteren Abtheilungen zusammensetzenden Skelettheile sich forterhalten, sind hinter demselben, zum Theil in Folge der Umgestaltungen von Theilen des Visceralskelets, auch am Cranium wichtige Veränderungen erfolgt. Die aus jenen Theilen entstandenen »Gehörknöchelchen« (S. 397) sind außen an dem Labyrinthstücke des Petrosum geordnet (s. Gehörorgan), woselbst die Paukenhöhle neue Einrichtungen gewonnen hat. Den Rahmen des Trommelfells bildet bei Monotremen (Fig. 250) eine nicht vollständig ringförmige Ossification. Ein solcher knöcherner *Annulus tympanicus* erhält sich auch wenig verändert bei Beutelthieren und manchen Insectivoren. Er bildet auch für die übrigen Säugethiere den Ausgangspunkt der Entwickelung

eines bedeutenderen Knochens, des *Tympanicum*, welches man bereits bei Amphibien in deren Squamosum sehen wollte. Dieses Tympanicum bildet die Wand der Paukenhöhle und zugleich, nach außen sich dehnend, den äußeren knöchernen Gehörgang; der erstere Abschnitt wird bei Nagern, Carnivoren, auch Ungulaten u. a. mit einer Auftreibung (*Bulla ossea*) angetroffen. Häufig erhält es sich vom Petrosum getrennt, am losesten bei den Walfischen mit ihm verbunden. Mit dem Petrosum und Squamosum verwachsend, wird es zu einem Bestandtheile des Schläfenbeins. Das Tympanicum *ist kein neues Element. Ich sehe es entstanden aus dem Quadratojugale*, das wir unter anderem Namen bei Fischen trafen.

Fig. 250.



Untere Seite des Schädels von Echidna aculeata. 3/1. *BO* Basioccipitale. *ExO* Occipitale laterale. *Per* Petrosum. *m* Hammer. *Sq* Squamosum. *Ty* Tympanicum. *Pt* Pterygoid. *Pl* Palatinum. *Mx* Maxillare. *PMx* Praemaxillare. (Aus Flower.)

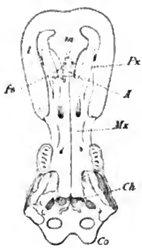
Die in den niederen Abtheilungen vor dem Quadratum längs der Schädelbasis entwickelten Skelettheile sind innig mit dem Cranium verbunden und zeigen so den bei Sauropsiden begonnenen Vorgang weiter ausgeprägt.

Die an dem zum Amboss reducirten Quadratum entstandene Veränderung hat auch auf das *Palatinum* eingewirkt, indem dessen hinterer Abschnitt, der jene Verbindung vermittelte, verschwunden ist. Die Pterygoidea (Fig. 248 *Pt*) sind meist platte, vertical gestellte Knochenstücke, welche der Innenfläche der vom Basisphenoid entwickelten Fortsätze sich anlagern. Sie umschließen seitlich die Choanen und können sogar, im Gaumengewölbe mit einem horizontalen Stücke sich vereinend, die Choanenöffnung auch unten begrenzen (bei Echidna, auch bei einigen Edentaten [Myrmecophaga] und bei Cetaceen). Bei den meisten Säugethieren erhalten sie sich getrennt und auch bei den Primaten bleiben sie es längere Zeit, bevor sie mit den genannten Fortsätzen des Keilbeins sich vereinigen, um die medialen Lamellen der absteigenden Keilbeinfortsätze (Processus pterygoides) vorzustellen. Die an den Pterygoidea aufgetretene Veränderung steht mit jener der Nasenhöhle in engem Connex. Deren Ausdehnung an der Basis cranii nach hinten unter Verschmälerung der Nasenscheidewand lässt die Choanen in eine mehr oder weniger verticale Stellung kommen und dieser folgen auch die Pterygoidea. — Die *Palatina* bilden am häufigsten die untere Choanenumschließung und den hintersten Abschnitt des harten Gaumens. Die *Maxillaria* erscheinen nach Maßgabe der Länge der Antlitzregion ausgedehnt, sind immer die ansehnlichsten Kieferstücke. Bedeutendere Verschiedenheiten bieten die *Praemaxillaria* (*Intermaxillaria*), welche in der Regel mit einem aufsteigenden Fortsatze gleichfalls zur seitlichen Begrenzung der Nasenhöhle beitragen. Dadurch ergiebt sich eine bemerkenswerthe Verschiedenheit von dem Verhalten dieser Knochen bei Amphibien sowohl als auch bei den Sauropsiden, wo jener Fortsatz des

Praemaxillare eine mediale Lage zur Nasenöffnung besitzt. Da wir aber jenen Theil des Praemaxillare als einen secundär entstandenen finden, ist die Ableitung aus einem früheren Zustande durch jene Differenz keineswegs unmöglich gemacht, zumal ja auch unter Sauropsiden (Schildkröten) eine mediale Nasenbegrenzung von Seite des Praemaxillare nicht zur Ausbildung kommt. Die laterale Ausbildung des Prämaxillarfortsatzes ist von großer Wichtigkeit für die Entstehung der knorpeligen Nase, für welche beim Vorkommen eines medialen Fortsatzes der Weg versperrt ist. Mit dem Maxillare sind auch die Praemaxillaria an der Bildung des harten Gaumens betheiligt. Rudimentär, oder im Verhältnis zum Maxillare schwach entwickelt sind sie z. B. bei manchen Chiropteren und Edentaten. Sie begrenzen das Foramen incisivum. Bei den Affen verwachsen sie mit den Maxillaria, und gehen diese Verbindung beim Menschen sogar so frühzeitig ein, dass man lange Zeit an ihrer Existenz zweifeln konnte.

Mit dem Fortbestande des Knorpelcraniums in der Nasalregion, wie es bei den meisten Säugethieren sich zeigt, steht eine viel bedeutendere Erhaltung des Knorpels im Zusammenhange, welche unter den Monotremen bei *Ornithorhynchus* die Grundlage des sogenannten »Schnabels« vorstellt. Ein medianer, aus dem Septum nasi und der Umschließung der Nasenhöhle sich fortsetzender Knorpel gewinnt bald bedeutende Breite und stellt damit eine ansehnliche Platte vor (Fig. 251), welche die Enden der Praemaxillaria (*Px*) aufnimmt. An diesen setzt sich die vorn weit auslaufende Knorpelplatte wieder nach hinten zu den Maxillaria (*Mx*) fort und bildet damit die laterale Stütze (*l*) des »Schnabels«. Dem medianen Abschnitte (*m*) gehört ein besonderer Knochen an (*A*), welcher vor dem Vomer, aber nicht mit diesem im Zusammenhange sich findet und, da er die mediane Wand des Jacobson-schen Organs stützen hilft, vielleicht einem bei anderen Säugethieren dem Praemaxillare zukommenden Fortsatze entspricht.

Fig. 251.



Cranium von Ornithorhynchus, basal. *Ch* Choane. *Co* Condylus occipitalis. *Mx* Maxillare. *Px* Praemaxillare. *A* Ossification. *fs* Foramen incisivum. *l*, *m* Knorpel. (Nach J. T. Wilson.)

Die Entfaltung des rostralen Knorpels lässt die *Praemaxillaria* in weiter medianer Trennung; sie haben hier die Stützfunction des Rostrum übernommen und stehen dadurch in Anpassung an die neue, singuläre Einrichtung. Diese selbst, wie sie dem Eingange zum Munde angehört, ist von der veränderten Lebensweise abzuleiten. Nach Verlust der Bezahnung des Kiefers erlangt der gesammte Vordertheil des Craniums eine mehr plane Gestaltung seiner Unterseite, wie es auch bei Edentaten und bei Echidna (Fig. 250) sich zeigt. Die Ausbildung des Rostralknorpels, wieder eine Folge der Anpassung der Mundränder an eine andere Art der Nahrungsaufnahme, bedingt dann das Verhalten der Praemaxillaria und die gesammte übrige Conformation. Alle diese Vorgänge bekunden nicht nur die weite Entfernung des Ornithorhynchus von Echidna und die bei den Monotremen bestehende

Divergenz der Organisation, welche wieder auf einen bedeutenden Reichthum von uns nicht mehr erhaltenen Formen der Promammalier schließen lässt.

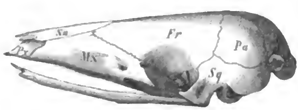
Dass der oben aufgeführte Knochen zum Vomer gehört (anterior Vomer, WILSON) ist mir desshalb nicht wahrscheinlich, weil er kein Deckknochen ist. Andere Ossificationen erscheinen bei manchen Säugethieren in einer Fortsetzung der Nasenscheidewand als die sogenannten *Rüsselknochen* von Sus, Talpa u. a.

W. TURNER, The dumb-bell-shaped Bone in the Palate of Ornithorhynchus etc. Journal of Anat. and Phys. Vol. XIX. J. SYMINGTON, On the nose etc. in Ornithorhynchus. Proc. Zool. Soc. London. 1892. S. 575. und Homology etc. in Journal of Anat. and Phys. Vol. XXX. J. T. WILSON and C. J. MARTIN, Observations upon the Anatomy of the muzzle of Ornithorhynchus. Maclay Memorial Volume. Linn. Soc. N. S. W. 1893. und WILSON, ibidem. Vol. IX. 1894.

Die Verbindung des Maxillare mit dem Squamosum vermittelt das Jochbein, *Jugale* (Malare), welches damit den Jochbogen (*Arcus zygomaticus*) bildet. Dieser Anschluss, wie er auch bei Reptilien besteht, ist wieder mit der Veränderung des Quadratum im Zusammenhange und ebenso an das Fehlen eines Quadratojugale geknüpft, welches höchst wahrscheinlich in den Aufbau des Tympanicum überging.

Wenigen fehlt das Jugale (z. B. Sorex) oder es erreicht, vom Oberkiefer ausgehend, keinen Anschluss am Jochfortsatz (Myrmecophaga, Bradypus). Seine Rückbildung (Fig. 252) ist zum Theil mit Veränderungen der Kaumuskulatur verknüpft, sowie auch seine bedeutende Ausbildung mit der Entfaltung des M. masseter im Zusammenhange steht. Indem es sich mit einem Fortsatze des Stirnbeins verbindet, stellt es eine *hintere Orbitalumgrenzung* her und trennt damit die Orbita von der Schläfengrube, wofür viele Stadien unterscheidbar sind. Die Verbindung wird durch Fortsätze der zuerst betheiligten Knochen eingeleitet, die allmählich oberflächlich zusammentreffen. Dazu kommt dann noch das Alisphenoid, welches von seiner Frontalverbindung aus mit dem Jugale zusammentrifft. Am vollständigsten ist dieser Vorgang bei den Primaten vollzogen, deren untere Orbitalfissur den Rest der bei den anderen Säugethieren weiten Communication zwischen Orbita und Schläfengrube vorstellt.

Fig. 252.



Schädel von Manis. Bezeichnungen wie vorher.

Durch die im § 120 dargestellten Veränderungen des primitiven Unterkiefers kommt der *Mandibula* der Säugethiere ein einfacheres Verhalten zu. Das den Unterkiefer herstellende Dentale umschließt noch eine Zeit lang den Meckel'schen Knorpel, welcher in der medianen Verbindung beider Hälften auch am Aufbaue des knöchernen Unterkiefers betheiligt ist. Die Insertionsstelle des M. temporalis wächst allmählich zu einem bei Monotremen, Edentaten und den Cetaceen nur angedeuteten Coronoidfortsatz aus, welcher gegen die Schläfengrube sich erstreckt. Am Squamosum kommt die Articulation mit dem Cranium zu Stande, wobei am

Gelenktheile des Knochens gleichfalls Knorpelgewebe sich entfaltet, dessen Rest den Gelenkknorpel vorstellt. Beide Hälften des Unterkiefers bleiben bei einer großen Anzahl von Säugethieren getrennt, bei anderen verschmelzen sie bald (Perissodactyle, Chiropteren, Primaten).

Wenn man auch erst von einem *Tympanicum* sprechen kann, wenn es sich um einen Knochen handelt, welcher in Beziehung zum Tympanum steht, so hat doch auch wieder dieser Knochen eine Vorgeschichte. Indem ich das Quadratojugale als den früheren Zustand und dieses vom Praeoperculum der Fische ausgehend betrachte, besteht für diesen Knochen eine lange Vorfahrenreihe. Sie ordnet sich so:

Polypterus:	*Amphibien, Stegocephalen:*	*Sauropsiden:*	*Säugethiere:*
Praeoperculum.	Quadratojugale.		Tympanicum.

Ich beziehe mich beim Praeoperculum auf Polypterus und nicht auf Ganoiden, da deren Praeoperculum bereits Veränderungen erfahren hat, die es zu jenem der Teleostei führen, aber es nicht mehr so indifferent erscheinen lassen, dass davon höhere Formen ableitbar wären. Bei Polypterus hat es dagegen durch die Ausdehnung nach vorn die Lagebeziehung (Fig. 221), die ihm bei Stegocephalen zukommt: hinten das Cranium abschließend, grenzt es vorn an Maxillare und Jugale (Chelydosaurus). In diesen Beziehungen tritt es wieder bei Sauropsiden auf. Es zeigt aber bei diesen sehr verschiedene Form- und Verbindungsverhältnisse (s. oben). In Vergleichung mit Fischen und Amphibien ist es bei Sauropsiden an Umfang reducirt, fehlt auch in mehreren Abtheilungen. Dadurch wird auch verständlicher, dass die Säugethiere ihn nur als kleinen Knochen überkommen haben, welcher, wenn er auch bereits dem Trommelfell dient, sich in den niederen Abtheilungen von geringem Umfange erhält und sehr spät darin zunimmt. Er gehört also zu den in der Schädelorganisation zu weiter Verbreitung gelangten, vielerlei Zustände des Craniums überdauernden Bestandtheilen. Durch seine Lage unmittelbar am Quadratum und am Trommelfell, wo ein solches vorkommt, erscheint er als das zu einem engeren Anschluss an das letztere geeignetste Element, und dieser Anschluss musste eintreten, sobald mit der neuen Unterkiefereinrichtung, wie sie bei Säugern sich ausbildete, das rudimentär werdende Quadratum keine Stütze mehr bot und damit zugleich die Lösung aus dem Jugalverbande erfolgte. Der Befund bei Sphenodon (vergl. Fig. 231), wo das Quadratojugale noch in geringem Umfange besteht, kann dieses Problem beleuchten, denn wenn auch dieser Form ein äußerlich sichtbares Tympanum abgeht, so ist doch die Anordnung der betreffenden Knochen in einer Art, wie sie bei den den Säugern vorausgehenden Zuständen sich verhalten haben musste. Es bedarf nur, die bei Säugethieren factisch gegebenen Umgestaltungen eingehend sich vorzustellen, um als Resultat das Quadratojugale in neuer Function zu sehen. Gelangt das Quadratum nicht mehr zur vollkommeneren Ausbildung, so hat auch die ebenda zugleich mit dem Squamosum bestehende Jugalverbindung an Bedeutung eingebüßt, da die vom Quadratum gebotene Unterlage schwand. *Das Squamosum muss in Folge dessen seine Ausdehnung auf dem Quadratum nach abwärts aufgeben,* und wenn wir auch nicht feststellen können, ob die untere Jugalverbindung damit höher rückt, oder ob der obere Fortsatz des Jugale nach Reduction des Postorbitale (s. Fig. 231) das Squamosum erreicht und somit bei den Säugern einen in Vergleichung mit Sphenodon neuen Jochbogen herstellt, so ist doch so viel sicher, dass die Reduction des Quadratum eine Änderung der Jugalverbindung hervorbringen muss, *welche zugleich das Quadratojugale frei macht. Da dieses nun ohnehin dem Trommelfell zunächst liegt,* ergiebt sich ein Anschluss an dieses wiederum als Consequenz der Reduction

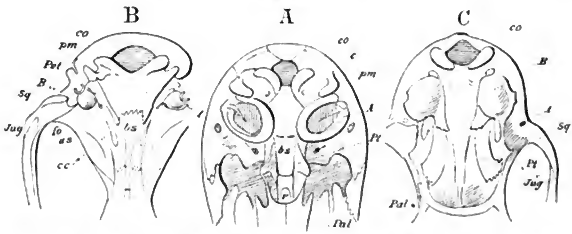
des Quadratum, welches die Beziehung zum Trommelfell verliert. Das Quadratojugale übernimmt somit die Function des Quadratum in Bezug auf das Trommelfell und kommt, weil aus der Jugalverbindung entlassen, zu einer vollkommenen Ausbildung jener Leistung als Stütze des Trommelfells, *indem es sich zum Annulus tympanicus gestaltet. Die Umgestaltung des Unterkiefers hat also mit der Entstehung von Hammer und Amboss auch jene des Tympanicum zur logischen Folge.* Wenn wir das an Sphenodon, der bereits jenseits der Amphibien sich befindet, demonstriren, also nicht an einer der Vorfahrenreihe der Säugethiere angehörigen Form, so ist zu beachten, dass gerade bei Sphenodon viele von den anderen Reptilien überwundenen Zustände sich forterhalten haben und dass auch im Befunde des Quadratojugale noch ein solcher Zustand besteht, welcher dem uns unbekannten Ausgangspunkte für die Säugethiere sicher nahe steht.

Außer den für das Skeletsystem citirten Schriften sind zahlreiche Monographien über Säugethiere von Belang, von denen einige hier folgen.

Über die Ontogenese der Gehörknöchelchen s. außer W. K. PARKER (op. cit.): C. B. REICHERT, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1837. S. 178. GÜNTHER, Beob. über die Entw. d. Gehörorgans. Leipzig 1842. SOMMER, Untersuch. über die Entw. des Meckelschen Knorpels und seiner Nachbargebilde. Diss. Dorpat 1872. GRUBER, Die Entw. des Steigbügels etc. Monatsschr. f. Ohrenheilkunde. Bd. VI u. VII. MOLDENHAUER, Die Entw. des mittl. u. äuß. Ohres. Morph. Jahrb. Bd. III. SALENSKY, Zur Entw. der Gehörknöchelchen. Morph. Jahrb. Bd. VI. DORAN, Morph. of the ossicula auditus in the Mammalia. Linnean Transact. Vol. I. A. FRASER, On the development of the ossicula auditus in the higher Mammalia. Philos. Transact. 1882. P. III.

Wenn auch der Annulus tympanicus als Rahmen des Trommelfells Beziehungen zur Paukenhöhle besitzt, so tritt er doch nicht sogleich in deren Wandungen über, seine *Ausbildung zum Os tympanicum ist vielmehr ein mit vielen Zwischenstufen verlaufender Process.* Die Umschließung der Paukenhöhle wird bei vielen Beutelthieren

Fig. 253.



Schädelbasis von *A* Bos taurus (Embryo), *B* Didelphys, *C* Lemur. *co* Condylus occipit. *bs* Basisphenoid. *B* Bulla ossea. *fo* Foramen ovale. *cc* Canalis caroticus. *pm* Proc. paramastoideus. *A* Annul. tymp. *Pet* Petrosum. *Pal* Palatinum. *as* Alisphenoid. *t* Canalis temporalis. *Pt* Pterygoid. *Sq* Squamosum. *Jug* Jugale. *v* Vomer. *c* Canalis caroticus.

durch einen Theil des Petrosum, vorzüglich durch einen Fortsatz des Alisphenoid gebildet. Dieser formt eine *Bulla tympanica* (Dasyurus, Petaurista, sehr bedeutend bei Phascolarctus). Bei anderen ist auch das Petrosum mit einer ähnlichen Auftreibung versehen (Acrobates, Perameles), die wieder bei anderen nur einen Theil der Wand der einheitlichen Bulla ossea bildet (Didelphys, Fig. 253 *B*, *B*). Unter diesen Verhältnissen erhält sich der Annulus tympanicus, welcher bei Macropodiden in ein

der Bulla entbehrendes Tympanicum übergeht. Dieses waltet als Paukenhöhlenwand bei den Monodelphen und die Bildung der Bulla fällt nicht mehr benachbarten Knochen zu, da sie vom Tympanicum selbst übernommen wird (Fig. 253 *C*). (R. Owen, Comp. Anat. Vol. II.) Dass aber auch unter den Monodelphen das Alisphenoid an der Umschließung der Paukenhöhle betheiligt war, ist beim Menschen ersichtlich, bei welchem die Spina angularis des großen Keilbeinflügels in Jugendzuständen eine viel beträchtlichere Ausdehnung bietet und in diesem Verhalten nur auf einen Zustand bezogen werden kann, wie ihn z. B. Didelphys besitzt. *Die Spina angularis kann demzufolge als phylogenetisches Zeugnis gelten für das frühere Bestehen einer vom Alisphenoid gebildeten Bulla ossea auch beim Menschen.* Das Tympanicum schlägt bei Monodelphen in seiner Ausbildung verschiedene Richtungen ein. Ausschließlich der Paukenhöhle gehört es an bei Prosimiern und platyrhinen Affen, auch noch bei Carnivoren; bei allen unter Bildung einer Bulla. Bei einem Theile der Carnivoren zeigt sich eine Fortsetzung des Knochens über den Trommelfellrahmen hinaus lateralwärts, der Beginn eines knöchernen *äußeren Meatus acusticus*, den unter den Beutelthieren nur die Macropodiden besitzen. Bei katarrhinen Affen kommt er ähnlich wie beim Menschen zur Ausbildung, und so besitzen ihn auch sämmtliche Ungulaten. Manche andere, hier zu übergehende Gestaltungen an der Basis cranii sind gleichfalls in Beziehungen zu jener Veränderung der Paukenhöhlenwand erkennbar.

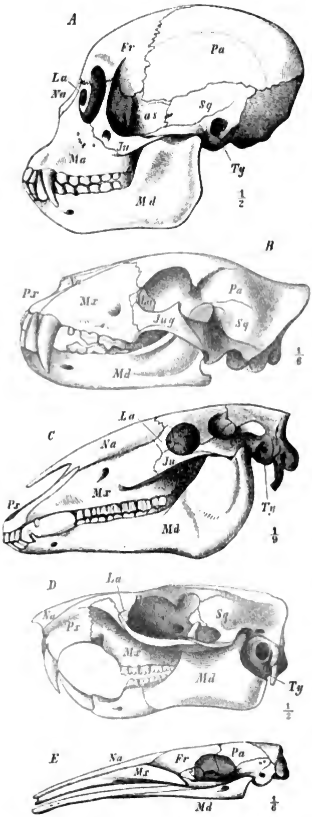
In die Zusammensetzung des *Schläfenbeins* geht außer früher betrachteten Bestandtheilen noch ein Theil des Hyoidbogens über, welcher beim Menschen mit einer vorspringenden Ossification den *Processus styloides* bildet. Bei den Anthropoiden fehlt dieser und es ist nur der eingeschlossene Abschnitt am Temporale erkennbar. Für die Mehrzahl der Säugethiere sind diese Verhältnisse noch wenig genau bekannt.

§ 123.

Obwohl der Schädel der Säugethiere einen Complex inniger zusammengeschlossener Knochenstücke vorstellt, als das bei den Fischen, Amphibien und auch noch bei den Sauropsiden sich traf, und obwohl er in den an seinem Aufbaue betheiligten Knochen viel bestimmtere Normen erkennen lässt, so bietet er doch in seiner äußeren Erscheinung nicht weniger mannigfache Verhältnisse als bei jenen. Diese Verschiedenheiten entspringen aus den primitiven Beziehungen des Kopfskelets, die wir beim Aufbaue desselben betrachtet haben. Es kommt also auch für die typische Gestaltung des Schädels innerhalb der größeren Abtheilungen der Säugethiere die Beziehung zum Gehirn und zu Sinnesorganen, ferner zum Darmsystem in Betracht. Das Volum des Gehirns wirkt auf den Umfang des Cavum cranii, wie dieses Verhalten am meisten bei den Primaten hervorleuchtet. Von den Sinnesorganen ist es vorzüglich das in der Nasenhöhle geborgene Riechorgan, welches eine ganze Region des Schädels beherrscht. Die Beziehungen zum Darmsystem werden am Kopfdarm in erster Linie durch das Gebiss ausgedrückt, welches Ober- und Zwischenkiefer, sowie den Unterkiefer besetzt. Da das Gebiss mit der Art der Nahrung und ihrer Bewältigung in engstem Connex steht, so kann man sagen, dass von dieser ein sehr bedeutender Theil der Gestalt des Kopfskelets sich ableitet, und wie jene Theile phylogenetisch aus Zahnbildungen hervorgegangen, so sind sie auch später noch von ihnen beherrscht. Dieser Einfluss zeigt sich nicht nur in der Zahl, sondern auch im Volum der Zähne und in der Art ihres speciellen Gebrauches. Wie die Ausbildung des Eckzahnes die Kiefer influenzirt,

lehren die Carnivoren; umgekehrt zeigen die Nagethiere (Fig. 254 *B*) in dem Fehlen dieses Zahnes und der bedeutenden Ausbildung der Schneidezähne andere Gestaltungen der bezüglichen Kiefertheile, besonders der Praemaxillaria, die hier mächtig entfaltet sind. Dann sehen wir wiederum bei den mit mächtigen und zahlreichen Mahlzähnen ausgestatteten Wiederkäuern und Einhufern (vergl. Fig. 254 *C*) die diese Zähne tragenden Oberkiefer und die Mandibula in bedeutender Ausdehnung, während diese Theile bei anderen mit einer geringeren Anzahl von Zähnen oder mit kleineren Formen von solchen viel minderen Umfangs sind. Diese verfallen dagegen wieder einer Rückbildung, sobald die betreffenden Zähne nicht mehr zur Ausbildung gelangen. Diesem Gebissmangel entsprechen die schwachen Kiefer der Monotremen und der meisten Edentaten; die reducirten Praemaxillaria vieler Wiederkäuer drücken den Verlust der oberen Incisores aus, und wie jede Veränderung sich niemals streng localisirt, sondern auch an der Nachbarschaft sich bekundet, so entspringen auch hier für entferntere Regionen manche Modificationen als Zeugnisse der Correlationen der Organe. Nicht bloß die Bezahnung im Allgemeinen, sondern auch das besondere, eine Verschiedenheit des Gebrauches bedingende Verhalten der Zähne wird in jener Richtung von Bedeutung, da damit der Gelenkmechanismus

Fig. 254.

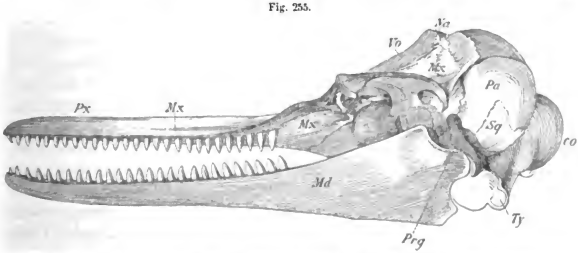


Schädel verschiedener Säugethiere. *A* Affe. *B* Tiger. *C* Pferd. *D* Capibara. *E* Ameisenfresser. *Px* Praemaxillare. *Md* Unterkiefer. Andere Bezeichnungen wie in Fig. 217.

des Unterkiefers und mit diesem die Gestaltung der am Gelenk betheiligten Knochenstücke in Zusammenhang steht.

So lässt sich bis ins Einzelne herab aus dem Verhalten des Gebisses eine lange Reihe von Besonderheiten des Schädels verstehen. Ganz unmittelbar an die Befunde des Gebisses reihen sich umgestaltende Einflüsse von Seite der Kaumuskulatur. Ein massiveres Gebiss lässt nicht nur die es tragenden Knochen sich umfänglicher gestalten, sondern erfordert auch zu seiner Action eine mächtigere Muskulatur, die wieder nach der Art der Bewegung, die sie der Verschiedenheit des Gebisses entsprechend zu leisten hat, in der Art ihrer Ausbildung wechselt. Immer erzeugt die den Unterkiefer bewegende Muskulatur sowohl an letzterem, durch ihre Insertionen, als auch an der Oberfläche des Craniums, durch ihre Ursprünge, bedeutende Veränderungen. Es werden also hier Flächen des Kopfskelets beeinflusst, welche der directen Beziehungen zum Gebiss gänzlich entbehren (Fig. 254). Ganze Reihen von Umgestaltungen gehen daraus hervor. Von diesen ist der massivere Bau und der weitere Schwung des Jochbogens zu beachten, wie ihn Carnivoren zeigen (Fig. 254 *B*), ferner die am Schädeldache sich erhebenden Cristae. An deren Entstehung ist der Schläfenmuskel in besonderer Betheiligung, indem dessen Ursprungsgrenze am Cranium durch rauhe Linien bezeichnet wird, welche bei bedeutenderer Mächtigkeit des Muskels über die Schläfenregion gegen Stirn-, Scheitel- und Hinterhauptsregion sich ausdehnen und daselbst leistenförmig vorspringen. Eine solche Crista temporalis kann mit der anderseitigen median sich vereinigen und in der Occipitalregion wieder in eine quere Leiste übergehen. Die Insectivoren, Carnivoren und auch die Primaten (Fig. 257) bieten hierfür Beispiele, die um so interessanter sind, als jene Bildung einen während des individuellen Lebens stattgefundenen Erwerb vorstellt, Alterszustände ausdrückend. Auch am Unterkiefer geben Muskelansätze mannigfachen Einfluss auf dessen Gestaltung

Fig. 255.



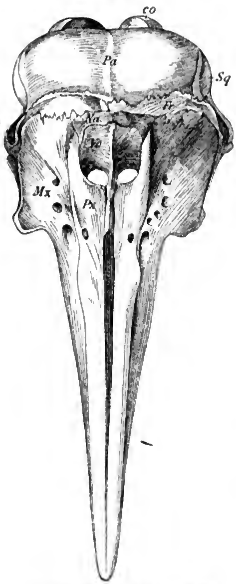
Schädel eines **Delphin** von der Seite. *co* Condylus occipitalis. *Vo* Vomer. *Prg* Processus glenoidalis. Übrige Bezeichnungen wie vorher.

kund, vorzüglich in der Ausbildung des Coronoidfortsatzes. Auch der Unterkieferwinkel ist von der Muskulatur abhängig und entsendet einen Fortsatz, welcher zuweilen median gekehrt ist. Auch weiterhin ist die Beschaffenheit des Gebisses

im Zusammenhang mit den Formverhältnissen des Craniums, indem seine mächtigere Entfaltung sowohl direct wie indirect in Bezug auf Kaumuskelursprünge auch den Schädel massiver sich aufbauen lässt und damit für die den letzteren bewegende Muskulatur größere Insertionsflächen erfordert. Daraus gehen vornehmlich Veränderungen in der Occipitalregion hervor, indem das Planum nuchale sich nicht nur vergrößert zeigt, sondern auch an seiner Grenze in eine Crista ausläuft.

Wie die Ausbildung des Gebisses ein wichtiger Factor für die Umgestaltung des Kopfskelets erschien, so ist es nicht minder dessen theilweise oder vollständige Rückbildung. Dies zeigt sich am meisten bei jenen Edentaten, bei denen mit dem gänzlichen Mangel der Zähne das Schädelrelief bedeutend vereinfacht wird (Myrmecophaga, Fig. 254 *E*, Manis, Fig. 252). Die Reduction und der schließliche Verlust des Jochbogens gehören zu diesen Resultaten. So ergiebt sich am Kopfskelet eine ganze Reihe von Anpassungen, die durch das Gebiss vermittelt werden und in der Art der Ernährung ihre Quelle besitzen. Es sind also durch die Nahrung bedingte, von außen her wirkende Einflüsse, wie solche auch von vielen anderen Seiten her wirksam werden.

Fig. 256.

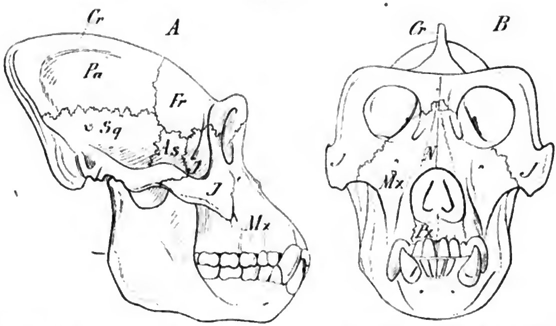


Schädel eines Delphin von oben. Bezeichnungen wie vorher.

Von solchen sei noch der Veränderung gedacht, welche in Anpassung an die Lebensweise das Kopfskelet der Cetaceen erfuhr. Durch die Rückbildung des Riechorgans ist die Nasenhöhle ausschließlich in Beziehung zur respiratorischen Function geblieben und hat sich zu einem von der Schädeloberfläche senkrecht zur Schädelbasis (in den Larynx) führenden Canal verwandelt. Diese Lage der äußeren Nasenöffnung hat eine Menge von Umgestaltungen von Skelettheilen des Schädels im Gefolge. Sie selbst aber gestattet dem Thier das Athemholen, ohne den Kopf über den Wasserspiegel zu erheben. Die Verkümmerung des Ethmoid wie der Nasalia sind die Folgezustände dieser Veränderung, die von einer auf die Art der Ernährung sich beziehenden bedeutenden Verlängerung der Kiefer begleitet ist. Bei den Delphinen noch Zähne tragend (Fig. 255), bilden sie bei den Balaenen in beträchtlicher Ausdehnung die Unterlage für den vom Gaumen ausgehenden mächtigen Bartenbesatz, dessen Umfang auch der Unterkiefer sich angepasst hat. So ist überall der engste Zusammenhang mit

Verhältnissen erkennbar, die durch die Außenwelt bedingt sind, und wir können jegliche Schädelform in diesem Zusammenhange verstehen. Wie die Prüfung der in Fig. 254 dargestellten Schädel verschiedener Säugethiere jene Besonderheiten der einzelnen leicht erkennen lässt, so sind auch alle diese mit den functionellen Beziehungen in Zusammenhang zu bringen, denn die Formerscheinung ist nichts Anderes, als der Ausdruck der Leistung. Versuchen wir die Analyse eines einzelnen Schädels in dieser Richtung, so ergiebt sich die Eigenthümlichkeit wesentlich auf drei Verhältnisse gegründet. Das erste liegt im Volum des Gehirns, dessen knöcherne Kapsel einen bedeutenden Theil des Craniums bildet (Fig. 257 *A*).

Fig. 257.



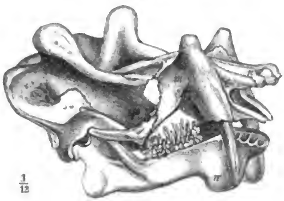
Schädel des Gorilla. *A* von der Seite. *B* von vorn. *Cr* Crista sagittalis. Die übrigen Bezeichnungen wie vorher.

Eine zweite Instanz betrifft das Gebiss, dessen vorzüglich molar erscheinende Ausbildung nicht nur im Aste der Mandibel sich ausspricht, sondern auch am Relief des Schädeldaches, wo sowohl eine sagittale Leiste (*Cr*), als auch eine occipitale der Vergrößerung der Ursprungsfläche des Schläfenmuskels, die letztere auch der Zunahme des Planum nuchale durch die Nackenmuskeln Ausdruck geben, während der massive Jochbogen die Mächtigkeit der Masseter bekundet. Daran knüpft dann auch die orbitale Ausdehnung des Jochbeins an, und ein großer Theil des supraorbitalen Vorsprunges ist damit im Zusammenhange. Die Reduction des Riechorgans kommt ebenso im Gesicht zur Geltung und beeinflusst auch die Stellung der Orbiten, für welche übrigens auch noch andere Factoren wirksam sind.

Auf die Gestaltung des Schädels der Säugethiere wirken nicht nur die vom Gehirn und von Sinnesorganen, besonders vom Geruchsorgan sowie von den Organen der Kopfdarmhöhle ausgehenden Anpassungen der verschiedensten Art, sondern es kommt auch in Fällen dem *Integument* eine in jener Richtung wichtige Bedeutung zu. Die Ungulaten bieten dafür viele Beispiele. Unter den Perissodactylen

erfolgt bei den Hornbildungen der *Rhinoceroten* bald nur an den Nasalia, bald, bei den Zweihörnigen, auch am Stirnbein eine der Bedeutung dieser Theile als Unterlage jener Bildungen entsprechende Anpassung in Verbreiterung und Verdickung, welche in einen knöchernen Vorsprung übergehen kann. Bei einer fossilen Abtheilung der Ungulaten, den riesenhaften *Dinoceraten*, weisen bedeutende Höcker auf den Maxillaria wie auf den Frontalia (Fig. 258) auf bestandene Horngebilde. Unter den Artiodactylen sind die Stirnzapfen vieler *Wiederkäuer* aus der Hornbildung hervorgegangen, und bei den Cerviden hat die Geweihbildung, nicht minder vom Integument her ableitbar, gleichfalls an den Frontalia ihren Sitz genommen.

Fig. 258.



Schädel von Dinoceras mirabilis. *m* Maxillare. *n* Nasale. *w* Vorsprung am Unterkiefer. (Nach MARSH.)

Vom Kiemenskelet.

Allgemeines.

§ 124.

Das gesammte, die ursprünglich respiratorische Kopfdarmhöhle umziehende Stützwerk hat für die Acranier mit anderen Stützbildungen des den Kopf repräsentirenden Körpertheiles Darstellung gefunden, welche um so mehr vorauszuschicken war, als jenes Gerüst durch sein gewebliches Verhalten noch außer Zusammenhang mit den höheren Einrichtungen erschien. Es sind *cuticulare Gebilde*, welche bei Amphioxus das Kiemenskelet vorstellen. Erst mit den Cranioten tritt *Knorpelgewebe* zwischen den taschenartig angelegten Kiemen auf und bildet bogenförmige Stücke. Wir heißen diese »*Visceralbogen*«, da sie, zwar ursprünglich mit den Kiemen in Beziehung stehend, nicht alle in diesem Verhalten, auch bei fortbestehender Kiemenathmung des Thieres, beharren, vielmehr in dem vordersten Paare bedeutende Umbildungen eingehen. Bei den Cyclostomen ist es auch nicht ganz sicher, dass jene ersten Visceralbogen einmal Kiemenbogen waren, es wird nur wahrscheinlich, da jene Bogen, die man mit einigem Grund bei den Gnathostomen für dieselben hält, bei diesen noch in jener Bedeutung erkennbar sind und volle Berechtigung zur Annahme einer gemeinsamen Abstammung für alle Cranioten besteht.

Jene beiden ersten Bogen aber, von denen bei Cyclostomen der erste, im Beginne seiner Entstehung sich findend, ganz abweichende Entwickelungsbahnen einschlug, so dass nur der zweite sich bestimmter als hierhergehöriges Gebilde erweist, bieten innige Beziehungen zum Cranium, welche sie bei den Cyclostomen bewahren, bei den Gnathostomen sich erwerben und dadurch in beiden Fällen zu einer mit dem eigentlichen Cranium vereinigten Betrachtung Anlass geben. Sie

fanden als *Kieferbogen* und als *Hyoidbogen* eben dort ihre Darstellung, auf welche jedoch für einzelne, die übrigen *Kiemenbogen* betreffenden Punkte zurückzukommen sein wird.

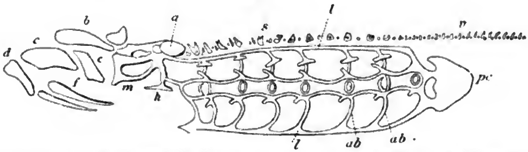
Die ersten Befunde.

§ 125.

Bei den Cyclostomen tritt mit der Verwendung von Knorpel im Gegensatz zu den Acraniern eine neue Bildung auf. Das Kiemenskelet besteht aus complicirteren, jederseits sowohl oben zur Seite des Rückgrats, als unten unter sich in Zusammenhang stehenden Knorpelleisten, deren oberflächliche Lagerung auch der ectodermalen Entstehung (KUPFFER) gemäß ist, so dass es als *äußeres Kiemengerüst* bezeichnet werden kann. Vor Allem ist es die Qualität des Gewebes, welches diese Skeletbildung auszeichnet und in welcher der für die Cyclostomen einen den Acraniern gegenüber neuen Erwerb darstellende höhere Zustand der Skeletbildung sich ausspricht.

Wie schon für das Cranium bemerkt, bietet sich auch am Kiemenskelet eine Reihe von Besonderheiten, welche der fast ebenso weit von den Acraniern als von den übrigen Cranioten entfernten Stellung gemäß sind. Darunter nimmt die vom Kopfe ab nach hinten gerückte Lage der Kiemen eine hervorragende Stelle ein. Bei Petromyzon treffen wir sieben knorpelige, gekrümmt verlaufende Spangen, dorsal von der Seite der Chorda beginnend und interbranchial, aber in oberflächlicher Lage, ventralwärts ziehend, bis sie jederseits in eine knorpelige Längsleiste

Fig. 259.



Knorpelskelet der vorderen Körperpartie von Petromyzon fluviatilis. S. Fig. 111. (Nach A. SCHNEIDER.)

übergehen (Fig. 259). Da der gesammte Kiemenapparat sammt seiner ihm eigenen Muskulatur in den Rumpf eingeschoben ist, wird er von einer Schicht der Rumpfmuskulatur umhüllt, und jene Spangen liegen unterhalb dieser Schicht. Am dorsalen Anfange schicken sie bei Ammocoetes Fortsätze gegen einander, welche sich später zu einer Längsleiste (*l*) vereinen (Petromyzon), die vorn an den Basalknorpel des Craniums sich anschließt. Oberhalb und unterhalb der Spiracula sind gleichfalls Verbindungen ausgebildet, so dass zur dorsalen und ventralen Längsleiste noch zwei laterale hinzutreten, und endlich erlangt mit der letzten Knorpelspange noch eine knorpelige, das Herz umschließende Kapsel (*pc*) Verbindung und bringt damit den beiderseitigen Stützapparat zu einheitlichem Abschluss.

Es kommt also hier ein zusammenhängendes Stützwerk zu Stande, welches

auch für die Spiracula besondere Stützen liefert. Die Entstehung geht aber von den metamer vertheilten Spangen aus, welche durch *die Fortsatzbildung* den Zusammenschluss des Ganzen hervorriefen.

Den *Myxinoiden* fehlt ein solcher Kiemenkorb. Reste von einzelnen Knorpelspangen, die den letzten Bogen angehört haben mögen, sprechen für die einstmalige Theilnahme auch der Myxinoiden an der bei den Petromyzonten erhaltenen Einrichtung.

Sind auch in diesem Knorpelgerüst primitivere Einrichtungen in den interbranchialen Spangen zu erblicken, in so fern in vorausgegangenen Zuständen bei einfacherer Gestaltung der Kiemen die Spiracula wahrscheinlich durch größere Spalten vertreten waren und die Entstehung der lateralen Längsverbindungen nur an die Reduction der äußeren Spalten zu den Spiracula geknüpft sein konnte, so ist doch bei dem Fehlen jeder positiven Erfahrung über jene hypothetischen Zustände dem Urtheil darüber keine sichere Grundlage geboten. Doch ist immerhin an dem Kiemenskelet der Ammocoetes zu ersehen, dass die Längsverbindungen zwischen den einzelnen Bogen einen *secundären* Befund darstellen, indem sie anfänglich nur Fortsätze der Bogen selbst sind. Daraus ergiebt sich die primitive Natur der Bogen und *deren Eigenschaft, Fortsätze auszusenden*, von denen die obersten längs der Chorda die oben erwähnte Längsleiste zusammensetzen.

Eine Frage bildet die *Abstammung der knorpeligen Bogen*. Sind diese in der Art, wie sie ontogenetisch entstehen, auch phylogenetisch entstanden? Hierzu ist vor Allem die Thatsache in Erwägung zu bringen, dass zur Zeit ihrer Ontogenese der Kiemenapparat bereits seine Ausbildung begann und nicht mehr unter dem Kopfe liegt; er ist bereits weit nach hinten in den Rumpf verschoben. In Beziehung zum ganzen Körper ist es also eine andere Localität, an welcher die Bogen auftreten, als sie sich finden würde, wenn ihr Erscheinen mit dem ersten Auftreten der Kiemen sich zeitlich verbände. Wo ihre Sonderung beginnt, ist für jetzt noch unermittelt. Dagegen besitzen wir bei Ammocoetes Erfahrungen vom zweiten Visceralbogen, welcher vor der Ohrkapsel vom Parachordalknorpel ausgeht (LANGERHANS, SCHNEIDER). Er tritt zu dem der sogenannten Zunge zu Grunde liegenden Knorpel und bleibt bei Myxine als eine continuirliche Spange erhalten (vergl. S. 322 und Fig. 186 *h*).

Auch einen als Beginn eines Kieferbogens gedeuteten Knorpelfortsatz sendet das Cranium ab. Wenn wir nun besonders am Zungenbeinbogen einen Ausgangspunkt vom Cranium sehen, so erlangt die Vorstellung Begründung, dass auch die übrigen Visceralbogen, die den Kiemen zugetheilt sind, vom Cranium resp. dessen Knorpelanlage phylogenetisch entsprangen, d. h. ihre ersten Anfänge von demselben Knorpelmaterial empfingen, welches in den Parachordalia das Cranium aufbaut. Die vom Hyoidbogen der Cyclostomen entnommene *Thatsache*, mit jener verbunden, dass die Kiemenregion dem ventralen Abschnitte des Kopfes zugehörte und dass ihre Entfernung davon *nachweislich secundär erfolgte*, muss zur Ableitung des gesammten Visceralskelets von jener ersten cranialen Knorpelbildung hinführen. Das verzögerte Auftreten der Bogen trifft aber ontogenetisch nicht mehr mit Zutheilung der Kiemen zum Kopfe zusammen und so sind sie auch bereits in ihrer Genese vom Mutterboden abgelöst. Die ausschließlich auf die Ontogenese gegründeten, noch herrschenden Vorstellungen über »Entwickelung« bringen nicht in Erwägung, dass es sich hier gar nicht um fertige Knorpelbogen handelt, *sondern um die Anfänge derselben*. So wird die Phylogenese nach der Ontogenese modellirt, in rapide Processe der lange und langsame Weg der Phylogenie zusammengezogen. »Knorpel bildet sich aus Ectodermgewebe und gestaltet sich zu einem Visceralbogen.« So ist das Organ

prompt fertig gestellt! Dass dieser Bogen doch nicht sogleich ein »Bogen« gewesen sein kann, weil wir überall die Dinge klein beginnen sehen, und dass ein kleines interbranchiales Knorpelchen, vielleicht nur wenige Zellen führend, functionell bedeutungslos ist und es absolut unverständlich bleiben muss, wie hier ein paar Zellen zur Knorpelbildung gelangen, kommt nicht in den Horizont jener Vorstellungen, während doch die Frage nach der Leistung jenes ersten Zustandes in den Vordergrund zu treten hätte. Was einem isolirt auftretenden Knorpeltheilchen zu leisten unmöglich ist, das vermag eine Fortsatzbildung am Cranium. Ihr kommt schon durch den Zusammenhang mit dem Cranium ein stützender Werth zu, *der in einem isolirten Knorpelstückchen noch nicht besteht* und ohne Zuhilfenahme der alten Teleologie die Weiterbildung des Knorpels zu nützlicher Gestaltung unverständlich erscheinen lässt. Von diesen Gesichtspunkten aus kann verstanden werden, wie knorpelige Spangen ihren Anfang an einem anderen Knorpel, jenem des Craniums, oder sagen wir besser: der Anlage desselben, nehmen. Wenn das Knorpelgewebe der Visceralbogen von anderem Knorpelgewebe abstammt, so ist die Frage der Herkunft der Bogen von minderer Schwierigkeit umgeben, als bei der nur auf ontogenetische Erfahrung sich stützenden »Annahme« des isolirten Auftretens im Mesodermgewebe; der »Annahme«, denn die Beobachtung des entstehenden Knorpelgewebes umfasst keineswegs die Nachweise für die Herkunft der betreffenden Formelemente. Aber es ist auch diese Erwägung nicht allein, welche die Abstammung des Visceralskelets begründen soll, sondern vielmehr der an vorderen Visceralbogen noch erhaltene directe Nachweis ihres Ursprungs, und dieser erlaubt auch den Schluss auf die hinteren, welche, mit der Verschiebung der Kiemen von ihrer Ursprungsstätte getrennt, zu ontogenetischer Selbständigkeit gelangt sind.

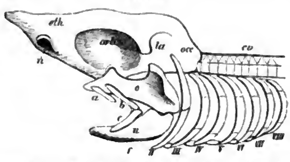
Bezüglich des Kiemenskelets der *Myxinoiden* hat schon J. MÜLLER auf ein in der Nähe des Ductus oesophago-internus von Bdellostoma vorkommendes Knorpelstück aufmerksam gemacht. Bei Myxine wurde ein ansehnlicherer Skeletrest an ähnlicher Localität gefunden. R. H. BURNE, Proc. Zool. Soc. 1892.

Neue Einrichtungen.

§ 126.

Das bei den Cyclostomen (Petromyzon) vorhandene Knorpelskelet knüpft nur durch das Allgemeinste seiner Lage sowie durch seine gewebliche Beschaffenheit an ähnliche Einrichtungen der *Gnathostomen* an. Aber hier sind es innere, nächst der Wandung der respiratorischen Kopfdarmhöhle entstandene Bogen, welche interbranchial vertheilt sind. Von solchen beginnt eine überaus reiche Reihe von Stützgebilden ihre Entfaltung und verläuft mit vielfachen Metamorphosen bis ans Ende der Vertebraten. Dadurch bewahrt dieser Apparat die ihm schon bei seinem ersten Auftreten zukommende große Bedeutung auch in der veränderten Form seiner Theile.

Fig. 260.



Schädel- und Kiemenskelet eines Selachiers (Schema). *a, b, c* Lippenknorpel. *I* Kieferbogen. *o* oberer, *u* unterer Abschnitt. *II* Visceralbogen. *III—VIII* Kiemenbogen. *n* Nasenöffnung. *eth* Ethmoidal-, *orb* Orbital-, *la* Labyrinth-, *occ* Occipitalregion. *cv* Wirbelsäule.

Die einzelnen Bogen besitzen bei den Selachiern deutliche Spuren *ursprünglicher Gleichartigkeit,* die durch allmähliche Änderung der functionellen Beziehungen in Folge einer Arbeitstheilung einer Mannigfaltigkeit wich. Von diesen Bogen sind einige bereits beim Cranium besprochen, zu welchem sie nähere Beziehungen gewannen. Der erste derselben umzieht den Eingang in den Nahrungscanal und ist in ein oberes, Palatoquadratum (Fig. 260 *o*), und ein unteres Stück, den primitiven Unterkiefer (*u*), gegliedert. Die folgenden Bogenpaare erhalten sich entweder in ihrer ursprünglichen Function als Stützen der Kiemenbogen (Fig. 260) oder sie gehen andere Modificationen ein.

Sämmtliche Bogen lassen sich als ursprünglich gleichartig fungirende nachweisen, denn zwischen dem ersten und zweiten Bogen besteht noch der Rest einer Kiemenspalte und auch noch eine Kieme. Die Beziehung zum Athemapparat scheint nicht bloß an den vorderen Bogen durch deren Umwandlung zu Kiefern verloren gegangen, sondern auch von den hinteren Bogen her fanden allmählich functionelle und auch anatomische Rückbildungen statt, so dass wahrscheinlich in dem gegenwärtigen Befunde nur die Enderscheinung eines Reductionsprocesses vorliegt, der an einer viel beträchtlicheren Bogenzahl begann. Das Kiemenskelet, wie es uns bei den Gnathostomen vorliegt, wäre demnach der Überrest eines an Bogen ursprünglich reicheren Apparates. Diese Auffassung kann durch die Vergleichung mit Amphioxus Unterstützung finden, allein da dort kein Knorpelskelet besteht, ist es nicht unwahrscheinlich, dass die Entstehung des Knorpelskelets erst mit der durch die Reduction der Kiemenzahl auftretenden Ausbildung der bestehenbleibenden Kiemen ihren Anfang nahm. Aber auch dann ist die Existenz einer anfänglich größeren Zahl keine grundlose Annahme, denn der letzte Bogen zeigt sich immer in einer sehr deutlichen Reduction.

Sämmtliche Kiemenbogen stehen in ventraler Verbindung durch unpaare Stücke, *Copulae*, und die einzelnen Bogen bieten stets eine Gliederung in mehrfache, meist beweglich unter einander verbundene Abschnitte. Sowohl der Kieferbogen als der obere Theil des Zungenbeinbogens gewinnen, wie oben dargelegt, Beziehungen zum Cranium, und lösen sich damit aus dem engeren Verbande mit den übrigen Bogen, denen nur der untere oder Hyoidabschnitt des zweiten oder Zungenbeinbogens sich anschließt.

Die Zugehörigkeit dieses Bogenapparates zum Kopfe, auch dann, wenn er mit seinem hinteren Abschnitte die Kopfregion überschritten hat, wie bei den Selachiern, ist bereits oben dargelegt. Ob der Knorpel in den Bogen phylogenetisch für sich, ohne Zusammenhang mit dem Cranium, entstand, ist nicht zu ermitteln. Die Ontogenese zeigt ihn in selbständiger Entstehung, woraus wir freilich nicht unbedingt auch auf die Phylogenese schließen dürfen. Die Entstehung der Knorpelbogen ist eine successive, wie auch die damit innig verknüpfte der Kiementaschen und ihrer äußeren Spalten es ist. Die Sonderung erfolgt von vorn nach hinten, und dieser Gang erhält sich bei allen Gnathostomen. Wir schließen daraus nicht nur auf einen allmählichen Erwerb der im gesammten Kiemenapparat bestehenden Einrichtung, sondern wir erfahren damit zugleich, dass die

Homodynamie der einzelnen Bogen nicht auch auf die Gleichzeitigkeit ihres ersten Auftretens gestützt werden darf. Es ist dies ein Punkt von nicht geringer Wichtigkeit. Wir werden sehen, dass in höheren Abtheilungen *die zeitliche Differenz im Auftreten hinterer Bogen sogar noch eine, Manchen befremdende Zunahme erfährt.* Besteht überhaupt keine Isochronie im Auftreten, so ist jene Differenz nur eine quantitative, welche, wie alle anderen hierauf beruhenden, im morphologischen Gebiete untergeordnet ist.

Die Ableitung des Kiemenskelets der Gnathostomen von jenem von Petromyzon ward von mir als problematisch bezeichnet. Ich begründe dieses näher, indem ich hervorhebe, dass es sich dabei nicht um ein einfaches An-die-Oberfläche-Wandern tiefer gelegener Skelettheile, wenn man den Gnathostomenbefund als primitiveren ansieht, handeln kann, und auch nicht umgekehrt, um ein tieferes Einrücken ursprünglich oberflächlicher Theile, wenn bei Petromyzon dann der primitivere Zustand angenommen wird: denn jene Skelettheile sind in sehr bestimmter Lage zu den Blutgefäßen, und zwar zu sehr typischen Kiemengefäßen, die bei den Gnathostomen außerhalb der Bogen verlaufen, bei Petromyzon nach innen vom Apparat. Die Annahme einer einfachen Lageveränderung der Skeletbogen wird dadurch unstatthaft. Will man aber hypothetische dorsale Anfänge der Bogen in dem einen Fall innen, in dem anderen außen sich weiter entwickeln lassen, so zeigt die Verschiedenheit des Resultates, dass in beiden Fällen etwas Besonderes entstanden ist. Indem ich auf eine Schwierigkeit der Homologisirung hinweise, soll der Werth *gemeinsamer Abstammung* nicht unterschätzt werden, die auch in der Gemeinsamkeit so vieler anderer Einrichtungen hinreichende Begründung findet.

§ 127.

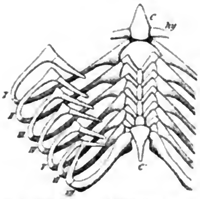
Wie der ganze Apparat schon durch die Erhaltung des primitiven Gewebes bei *Selachiern* und *Chimären* sich auf einer niederen Stufe zeigt, so kommen auch unter diesen wieder bei manchen Haien durch den Besitz einer größeren Bogenpaarzahl niedere Befunde zum Ausdruck.

Sieben Kiemenbogen besitzt Heptanchus unter den Notidaniden, sechs Hexanchus und Chlamidoselache, während bei den übrigen die Fünfzahl die Regel ist, wie schon die Pleuracanthinen, denen man sieben zugesprochen hatte, in dieser Reduction erscheinen. Darin schließen sich auch die Holocephalen an, und auch bei Ganoiden und Teleostei waltet die Zahl von fünf auf den Hyoidbogen folgenden Bogen.

Es sind also auf dem phyletischen Wege Bogen verloren gegangen. Dies können nur hintere sein, denn erstlich ist an solchen eine Reduction bemerkbar, welche auch in höheren Abtheilungen nicht fehlt, wo sie gleichfalls zum Ausfalle führen kann. Zweitens bezeugt die Innervation der Bogen in der Vergleichung etwa der Notidani mit anderen Haien eine Übereinstimmung, welche jene Annahme geradezu verbietet. Noch ein Umstand ist nicht ohne Bedeutung, d. i. die schlanke Beschaffenheit der Bogen bei den mehr als fünf Bogenpaare besitzenden Haien, und der Mangel des besonderen Reliefs, welches bei den übrigen zur Ausprägung kommt. Der primitivere Zustand liegt auch in dem in zwei Abschnitte gesonderten Zungenbeinbogen, dessen Gliederung genau jener des Kieferbogens entspricht,

wie denn auch bei Notidani und Chlamidoselache die beiden Hyoidtheile dem Kieferbogen auf eine große Strecke sich angeschlossen halten. Das Hyoid verbindet sich allgemein mit einer stärkeren Copula, welche bei den älteren Formen wenig, bei den recenteren bedeutend verbreitert sein kann und aus der Concrescenz der bei Pleuracanthinen noch discret erhaltenen Hyoidendglieder hervorging (Jäkel). Auch der erste Kiemenbogen findet noch Anschluss an jene Copula (*C*) mittels eines besonderen Knorpelstückes, welches auch durch einen Fortsatz des Bogens oder Ligamentes vertreten sein kann. Sehr selbständig erscheint dieser Knorpel bei Chlamydoselache.

Fig. 261.



Linke Hälfte des Kiemenskelets von Heptanchus cinereus Raf. *hy* Hyoid. *C* Copula. *C'* Cardiobranchiale.

Die Bogen sind meist in vier Stücke gegliedert, davon das dorsale und das ventrale bei geringerem Volum am meisten differenzirt sind. Das letztere, welches ich *Copulare* nannte (*Hypobranchiale*), stellt die Verbindung mit der Copula (*Basibranchiale*) her. Davon trifft sich vorn je eines zwischen zwei Kiemenbogen (vergl. Fig. 261) bis zu den letzten Paaren, deren Copula verbreitert und verlängert ist. Von den mittleren Gliedern wird das ventrale als *Ceratobranchiale*, das dorsale als *Epibranchiale* unterschieden, welches das caudalwärts gekehrte *Pharyngobranchiale* abschließt. Diese Gliederung ist jedoch keine allen Bogen zukommende, denn wie den letzten die Copularia (Hypobranchialia) abgehen, so bestehen auch für die oberen Glieder Reductionen, wie sie z. B. in dem Ausfalle eines Pharyngobranchiale und der Zugehörigkeit der beiden letzten Bogen zu einem einzigen Stücke dieser Art sich ausspricht (s. Fig. 261). Die Gliederung der Bogen ist also keine den Bogen an sich zukommende Eigenschaft, sie entsprang vielmehr aus der *Anpassung dieser Skelettheile an die caudalwärts sich verengernde Kopfdarm- oder Kiemenhöhle*, ebenso wie die Minderung der Länge besonders der mittleren Bogenstücke.

Hinsichtlich der beiden Mittelstücke der Bogen, welche die Hauptstücke sind, kommt es von dem glatten Zustande aus zu einer Anpassung an die Muskulatur, indem der je einem Bogen zukommende, zwischen beiden Stücken verlaufende Muskel in je einer der Verbindungsstelle beider Stücke benachbarten Grube sich befestigt und dadurch seine Wirkung erhöht. Daraus und noch aus manchen anderen Dingen gestaltet sich das Relief der Bogen. Auch am dorsalen Gliede (Pharyngobranchiale) kommt eine Beziehung der Muskulatur zum Vorschein, vor Allem aber ist die Richtung nach hinten eine Anpassung an die die Kopfdarmhöhle passirenden Ingesta.

Zu der oben bemerkten *Reduction des letzten Bogens* gesellt sich nicht selten der Mangel des dorsalen Mittelgliedes, und damit ist bereits der Weg angebahnt zur Beschränkung dieses Bogens auf ein einziges, aber umfänglicheres Stück, welches dem Ceratobranchiale oder diesem und dem Epibranchiale zusammen

entsprechen könnte. Vielleicht ist aber die Vorstellung richtiger, dass hier schon bei der ersten Sonderung ein einheitliches Stück entstand.

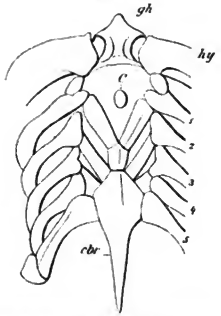
Diese Veränderung des letzten Bogens steht mit seiner Function in engstem Zusammenhang. Die letzte Kiementasche, welche er hinten stützt, trägt hier keine Kieme mehr, und manche neue Beziehung zur Nachbarschaft kommt zum Ausdruck. Es ist die Verbindung mit dem Schultergürtel, welche hier wirksam ward. Der letztere empfängt vom letzten Branchiale eine Stütze. Solche Verhältnisse treffen den letzten Bogen ohne Rücksicht auf die Zahl der vorhergehenden. Heptanchus zeigt sie am 7., Hexanchus und Chlamydoselache am 6., die übrigen Haie und Chimaera am 5. Bogen. Wenn wir annehmen dürfen, dass alle einem gemeinsamen Stamme entsprungen sind, so ist bei Hexanchus der 7. Bogen verschwunden und der 6. hat seine Form angenommen, sowie bei den übrigen der 6. verloren ging und der 5. mit dessen functionellen Beziehungen auch die betreffende Umgestaltung empfing. Die Ontogenese hat dafür bis jetzt die Nachweise versagt; sie ist darin wenig sicher, ob z. B. dem Zustande des 5. Bogens einmal ein solcher größerer Ausbildung voranging.

In der medianen Verbindung der Theile des gesammten Visceralskelets spricht sich allgemein eine bedeutende Differenz zwischen dem vorderen und hinteren Abschnitte dieses Skelets aus. Wie man den Kieferbogen schon aus dem Bogenverbande, aus dem er geschieden ist, auch genetisch zu eliminiren versucht hat, so kann man auch dem Hyoidbogen, auf seine Separationen pochend, das gleiche Schicksal bereiten und damit überall die Dinge neuen Fortschrittsbahnen zutreiben. Was thut es, dass der Hyoidbogen sogar noch ein Kiemenbogen ist und dass auch dem Kieferbogen noch ein Kiemengebilde angehört. Das letztere kann ja illegitim dorthin gerathen sein, wie ja auch seine Blutgefäße Abweichungen ausdrücken!

Solchen und ähnlichen Versuchen gegenüber bietet die vergleichende Forschung andere Resultate. Wir wollen sehen, ob es möglich sein wird, an diesen die Zusammengehörigkeit aller Visceralbogen aus dem ventralen Verhalten zu begründen. Beim Eingehen auf diese Frage betrachten wir den hinteren, nur Kiemenbogen umfassenden Abschnitt vom vorderen, Kiefer und Zungenbeinbogen, wohl auch noch den 1. Kiemenbogen mit begreifenden Theile getrennt. Am letzten oder Kiemenabschnitte begegnen wir einer bedeutenden Reduction der Copulae. Sie zeigt sich in verschiedenen Stadien. Sie können auf zwei zurückgehen (wie bei Scymnus, Cestracion, Acanthias und Spinax), wobei die vordere an Größe sich gleichblieb, während mit der Aufnahme zahlreicherer Bogen die hintere an Umfang gewann. Diese letzte Copula bildet endlich die einzige (Galeus, Scyllium) und nimmt dann alle Kiemenbogen auf. Dieser für das Kiemenskelet der Selachier sehr wichtige Bestandtheil hat immer Beziehungen zum Herzen, dessen Pericard sich ihm anlagert. Daraus entsprang wohl die Vergrößerung, welche somit als adaptive erscheint. Dieses Verhalten bleibt in allen Verzweigungen des Selachierstammes wie auch bei Chimaera bewahrt. Ich bezeichne daher diese Copula als *Cardiobranchiale*.

Wir sehen somit in der Reduction vorderer Copulae eine durchgreifende, schon bei Notidaniden beginnende Erscheinung, wodurch zugleich die Richtung der Copularia nach hinten gehen muss, da hinten der Ausfall stattfindet. Wenn wir für die eigentlichen Kiemenbogen Copulae nachweisen können, so sind wir für die vordere Region in minder günstiger Lage. Hier besteht eine Copula des Zungenbeins, die auch durch ihre Genese dem Zungenbeinbogen zugehörig sich erweist. Dann besteht also hier ein anderes Verhalten, die Copula findet sich nicht *zwischen* zwei Bogen, wie an der hinteren Region, sondern zeigt sich einem Bogen bestimmt angehörig. Nun findet sich aber allerdings selten ein isolirtes Knorpelstück zwischen Hyoidcopula und der ersten Copula der Kiemenbogen (Cestracion, Fig. 262 *C*). Obwohl ohne directen Zusammenhang mit anderen Skelettheilen, könnte diesem Knorpel doch Bedeutung beizumessen sein, da er einer Copula zwischen dem ersten Kiemenbogen und dem Hyoid entspräche und einem Knorpel homodynam wäre, welcher bei Pleuracanthinen als nur mehr verbreiterteres und dadurch den ersten Kiemenbogen und das Hyoid erreichendes Stück an gleicher Stelle sich findet. Damit ergiebt sich die Copulaverbindung bis zum Hyoid fortgesetzt, wenn auch nicht in gleicher Art, wie am Kiemenabschnitte.

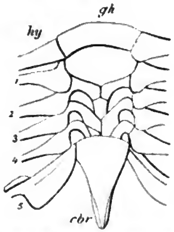
Fig. 262.



Kiemenskelet von Cestracion Philippi. *gh* Hyoidcopula. *hy* Hyoid. *C* freie Copula. *cbr* Cardiobranchiale.

Auch weiter nach vorn bis zur Mandibel hin ergeben sich deutliche Anzeigen eines einstmaligen Zusammenschlusses. Notidani und manche andere ältere Formen (Chlamydoselache) besitzen die Hyoidcopula in verlängerter Form (Fig. 262 *gh*), welche mit der queren anderer Haie sehr contrastirt (Fig. 263 *gh*). Bei Notidaniden ist das vordere Ende sehr variabel, auch in der Verlängerung, und bietet hier zuweilen einen besonderen, vom Hauptstücke abgegliederten Knorpel (Fig. 264 *A*, *B*, *gh*). Dieser kommt also dem Raume zwischen Mandibel und Hyoid zu. Solcher Knorpel besteht auch, aber in Anpassung an die breite Hyoidcopula (Laemargus), in Gestalt bogenförmiger, vor jener Copula befindlicher Stücke und ließ sogar die Annahme eines zwischen Hyoid und Kieferbogen gelegen habenden aber untergegangenen Kiemenbogens wieder erwachen! Diese prähyoidalen Knorpeltheile glaube ich als Reste eines Zusammenhanges mit dem Kieferbogen ansehen zu dürfen, wenn

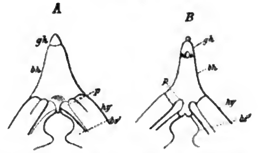
Fig. 263.



Ventraler Theil des Kiemenskelets von Acanthias vulgaris. Bezeichnung wie vorige Figur.

auch die Pleuracanthinen keine Spur davon behielten. In welcher Art diese Knorpel den Anschluss ausführten, bleibt ungewiss. Ich sehe also in der Hyoidcopula (Basihyale) nicht ein anderen Copulae gleichwerthiges Stück, welches sich mehr oder minder nach vorn ausgedehnt hatte mit einem Abschnitte, der dem Vorsprung der Zunge zu Grunde liegt. Aus dem Verhalten bei Laemargus geht hervor, dass die Prähyoidknorpel nicht dem Hyoid oder dessen Copula entstammen, denn sie sind auch in dem rudimentären Zustande, den sie zeigen, jener Copula nur angelagert und verschieden von dem Verhalten bei Heptanchus, wo es in Fällen zu einer Concrescenz zu kommen scheint. Ob bei dieser Differenz auch die verschiedene Form der Copula in Betracht kommt, bleibt dahingestellt.

Fig. 264.

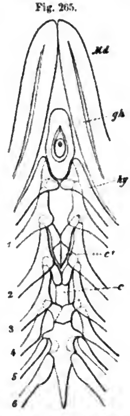


Prähyoidaler Copulaknorpel von zwei Exemplaren von Heptanchus. *hy* Hyoid. *br'*, *br'* erster Kiemenbogen. *bh* Copula des Zungenbeins. *p* Fortsatz zur Kiemenverbindung. *gh* abgegliedertes Stück.

Die Verschiedenheit im ventralen Verhalten des Visceralskelets ergiebt sich aus der vom ersten Bogen desselben übernommenen Function. Sie lässt die Ablösung aus dem Complex zu Stande kommen und begründet damit ein gewisses Maß von Selbständigkeit, unter welcher die Lösung des medianen Zusammenhanges begreiflich ist.

Die *Genese der Copulae* ist die gleiche für alle Bogen vom Hyoid an. Die ventralen Endglieder der Bogen sind die Ausgangspunkte. Sie schließen sich an einander, wobei die vorderen sich zwischen hintere einschieben und in terminaler Verbindung (Fig. 265) ein Stück als Copula sich abschnüren lassen, indess der Rest des Endstückes ein Copulare vorstellt. Am Hyoid scheint die Concrescenz am Endgliede vor sich zu gehen, ohne dass eine Trennung in Copula und Copulare erfolgt, gemäß der anderen Richtung, die der Hyoidbogen durch seinen Anschluss an den Kieferbogen nehmen musste. Daher ist die Copula des Hyoid nicht in completer Homologie mit jener der übrigen Copulae. Auch die functionelle Verschiedenheit ist damit im Zusammenhange. Damit kamen wohl auch manche neue Einrichtungen zwischen Kiemen- und Hyoidbogen zur Entfaltung. Dahin zählt vielleicht der quere Knorpel, welcher bei Pleuracanthinen beschrieben ist und welchem der von mir bei Cestracion aufgefundene Knorpel vielleicht homolog ist. Bestimmter gehört zu den Neugestaltungen der den ersten Kiemenbogen mit dem Hyoid verbindende Knorpel, der als eine Abgliederung des ersten Bogens an einer Stelle erscheint, wo die folgenden Bogen nur einen Fortsatz zeigten. Damit stimmt auch Chlamydoselache überein (Fig. 265).

Fig. 265.



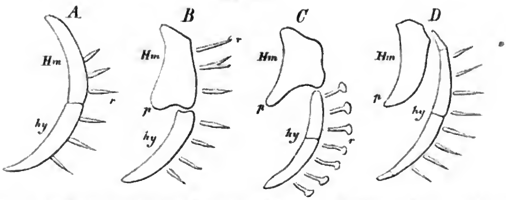
Medianer Theil des Visceralskelets von Chlamydoselache. *Md* Mandibel. *gh* Hyoidcopula. *c*, *c*[1] Copulae. (Nach S. GARMAN.)

In dem verschiedenen Befunde, welchen zwei Heptanchus lieferten (Fig. 264 *A*, ♀ und *B*, ♂), sind die Differenzen nicht unschwer zu verstehen. Sie betreffen vorzüglich die Breite der Hyoidcopula (*Ch*) und die Verbindung des 1. Branchialbogens mit dieser Copula, worin ebenso eine Verschiedenheit von dem in Fig. 261 abgebildeten Falle liegt. Der auch in *B* verschiedene Fortsatz (*p*) der Copula scheint noch weiter verändert zu sein.

S. Garman, Chlamydoselache anguinea. in Bull. of the Mus. of Comp. Zool. Vol. XII. No. 1. Cambridge 1885. O. Jäkel, Über d. Organis. der Pleuracanthiden. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1895.

Die Rochen bieten gegen den Zustand des Kiemenskelets, von welchem wir bei den Haien ausgingen, sehr bedeutende Umgestaltungen, die aus der Veränderung der gesammten Organisation entsprangen. Sie zeigen sich schon am Hyoidbogen, der sich in zwei völlig differente und getrennte Theile gesondert hat. Wenn wir wissen, dass dieser Vorgang bereits bei den Haien sich vorbereitete und bei manchen Rochen (Torpedo) sich noch nicht ganz vollzog, so können wir darin keinen primitiven Zustand, sondern nur einen recht veränderten erkennen. Er wird bedingt durch die bei den Haien erst erworbene (Fig. 266 *B*) Verbindung des

Fig. 266.



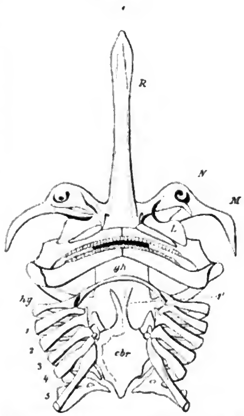
Differenzirung des Zungenbeinbogens bei Selachiern. (Schema.) *A* Notidani. *B* pentanche Haie. *C* Torpedo. *D* Raja. *Hm* Hyomandibulare. *p* Fortsatz desselben. *hy* Hyoid. *r* Radien.

oberen Stückes des Hyoidbogens mit dem Kieferbogen, wodurch es zum Hyomandibulare ward. Dem unteren Stück bleibt die Beziehung zu den Kiemen überlassen. Bei Torpedo ist ein dorsales und ein ventrales Stück vorhanden (Fig. 266 *C*), aber das ventrale ist in zwei gegliedert, wie bei den Haien der ganze Hyoidbogen war. Von da führt der Weg zu den Rajae, bei welchen das ventrale Stück des Hyoidbogens vom dorsalen gelöst und hinter dasselbe gelangt ist (Fig. 266 *D*). Dann hat dieses Stück den Anschein eines selbständigen Bogens sich erworben und erhält auch eine den anderen Kiemenbogen entsprechende Gliederung. Dass hier aber nur der untere, den anderen Kiemenbogen angepasste Abschnitt des primitiven Hyoidbogens vorliegt, giebt sich durch die Vergleichung zu erkennen. Bei manchen ist er in seinem Relief von den folgenden Kiemenbogen verschieden (bei Raja fehlen ihm die Muskelgruben, welche den anderen zukommen), während er bei noch anderen den übrigen Branchialia ähnlicher ist (Trygon, Rhynchobatus), es ist aber überall kein *neuer* Bogen, wie einmal behauptet ward.

In der ventralen Verbindung spielt das schon bei Haien successive an Umfang gewachsene und auch bei Chimaera besonders in die Länge gedehnte letzte Copulastück (Cardiobranchiale) die bedeutendste Rolle. Es nimmt, zu einer ansehnlichen Platte gestaltet, sämmtliche Kiemenbogen auf, von denen nur einige noch Copularia (Hypobranchialia) besitzen (Raja, Torpedo) und dadurch an das Verhalten bei den Haien engeren Anschluss zeigen. Bei anderen sind die Copularia als selbständige Stücke verschwunden oder erscheinen in Concrescenz mit der letzten Copula (Cardiobranchiale), welche dadurch sehr mannigfaltige Umgestaltungen empfängt. Der zum Kiemenbogen gewordene Hyoidtheil zeigt trotz der dorsalen Veränderung sein altes Verhältnis zur Copula, mit der er sich verbindet. Auch der erste Kiemenbogen benutzt noch, aber nicht mehr allgemein, diese Copula. Bei manchen hat er diesen Anschluss gemindert (Pristis) oder ganz aufgegeben (Trygon).

Die Hyoidcopula selbst hat mit dem functionellen Anschlusse des unteren Hyoidstückes an die Kiemenbogen ihre Bedeutung verloren. Angepasst an die Körperform der Rochen stellt sie eine quere, nach vorn convexe, aber dünne Knorpelspange vor (Fig. 267 *gh*), welche bald frei, bald in engerem Anschlusse an das Cardiobranchiale, resp. an die mit diesem verbundenen Copularia zu treffen ist. An diesem somit aus einem Complex sehr differenter Bestandtheile sich aufbauenden Skeletstück kommt außer der Verbindung mit den Kiemenbogen noch durch die Beziehung zum Herzen eine Umgestaltung vor. Wie an den Vorderrand des Cardiobranchiale Hypobranchialia sich anschließen, deren vorderstes sogar mit ihm verschmelzen kann, nachdem es den Zusammenhang mit dem ihm zugehörigen Bogen verlor (Fig. 267 *1'*), so treffen wir hinten den auch bei den Rochen rudimentären 5. Kiemenbogen als starkes, mit dem anderseitigen divergirendes Knorpelstück angefügt. Die Beziehung zum Schultergürtel hat es auch hier gewahrt und daraus erklärt sich seine Mächtigkeit. Mittels eines dorsalen Gliedes steht es ganz allgemein mit dem gleichen Stück des vorhergehenden Bogens in Verbindung. Bei den meisten Rochen fand ich diesen Bogen noch beweglich, während er bei Pristis mit dem Cardiobranchiale verschmolzen ist und mit anderen aus Hypobranchialia entstandenen Theilen eine Art von Gehäuse vorstellt, in dessen hinteren, ventral

Fig. 267.



Cranium und Kiemenskelet von Raja von der Ventralseite. *R* Rostrum. *M* Schädelflossenknorpel. *N* Nase. *L* Lippenknorpel. *gh* Zungenbeincopula. *hy* Hyoid. *1'* Hypobranchiale. *cbr* Cardiobranchiale.

offenen Theil das Herz gebettet ist, während Conus und Truncus arteriosus in den rohrartig abgeschlossenen vorderen Raum zu liegen kommen.

In dem Gesammtverlaufe der Veränderungen, welche der Bogenapparat innerhalb der Selachier erfährt, treffen wir Sonderungen und Rückbildungen verbreitet. Letztere betreffen die Copulae. Die letzte derselben gestaltet allmählich sich zum Hauptverbindungsstück und bringt alle Kiemenbogen zur Vereinigung. Auch von den Kiemenbogen selbst schließen sich die Hypobranchialia nicht nur dicht an das Cardiobranchiale, sondern sie verschmelzen sogar mit ihm, wobei die verlorene Selbständigkeit der reicheren Gestaltung jenes Stückes zu Gute kommt. Endlich tritt sogar ein Kiemenbogen (der 5.) mit jenem in Concrescenz, so dass wir die ganze Umgebung in der Tendenz der Verschmelzung antreffen.

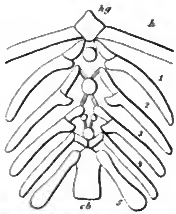
Mehr als bei den Haien trägt das Kiemenskelet der Rochen den Charakter der Divergenz und bestätigt damit die auch in der übrigen Organisation ausgesprochene größere Entfernung vom primitiven Zustande. Die dorsal, gemäß ihrer Abdrängung vom Kopfe, sonst freien Kiemenbogen haben hier sogar eine feste Verbindung mit dem Achsenskelet erlangt. Der dem Hyoid entstammende Bogen ist dem Cranium, die folgenden sind der Wirbelsäule fest angeschlossen (Trygon), ebenso das die Reihe der Kiemenbogen beginnende ventrale Hyoidstück. In dem Verhalten der Hypobranchialia waltet die größte Mannigfaltigkeit, wie schon die von mir untersuchten Formen ergeben. Die drei auch bei Haien vorhandenen Hypobranchialia sind auch bei Torpedo, Raja und Rhynchobatus vorhanden, bei allen aber in anderen Zuständen. Bei Torpedo gehen sie alle noch von ihren Kiemenbogen aus, welche sie an das große Cardiobranchiale befestigen. Aber das erste Hypobranchiale ist gegliedert und verbietet dadurch, in den einzelnen Segmenten der Branchialia streng normirte Skelettheile zu sehen. Eine ähnliche Gliederung bestand wohl auch bei Raja und hat unter Verlust eines Zwischengliedes das an der Copula sitzende Stück mit dieser in Verschmelzung treten lassen, daher dann der vordere gegabelte Fortsatz des Cardiobranchiale. Das zweite ist wenig, das dritte bedeutender reducirt, beide zugleich mit mehreren Bogen in Verbindung, die sich hier gegen das Cardiobranchiale zusammendrängen. Rhynchobatus besitzt wieder mit beiden Zuständen Verwandtschaft. Das erste Hypobranchiale ist sichelförmig, median dem anderen angeschlossen, das zweite legt sich halbmondförmig mit lateraler Convexität in den von jener Sichel umzogenen Raum und das dritte, ganz rudimentär, liegt hinten und lateral vom zweiten, alle zusammen vor dem kurzen und breiten Cardiobranchiale in enger Verbindung. Durch einen Gabelfortsatz am Cardiobranchiale erinnert auch Pristis an Raja, während für andere Hypobranchialia keine sichere Andeutung besteht. Ob hier, wie auch bei Trygon, die Ontogenese über jene Theile Aufschlüsse bieten wird, muss dahingestellt bleiben.

Das Kiemenskelet von *Chimaera* bewahrt außer den oben berührten Punkten noch manche andere verwandtschaftliche Verhältnisse mit dem der Haie, so dass man die Zustände der letzteren etwa von Chimaera ableiten müsste, da hier, wenn auch nicht in der Zahl der Kiemen, doch in der Zahl der Copulae mehr Primitives sich conservirt hat. Manches vermittelt geradezu dort bestehende Befunde, da sehen wir u. A. bei den meisten Haien den ersten Kiemenbogen mit seinem Hypobranchiale an das Basihyale angelegt und das dem ersten und zweiten Kiemenbogen angehörige Basibranchiale ohne straffe Verbindung mit diesen Bogen in den Winkel zwischen den ersten Hypobranchialia gelagert, während der zweite Bogen wie auch der dritte mit der zugehörigen Copula (dem zweiten Basibranchiale) durch straffe Bänder zusammenhängt. Es geht daraus hervor, dass das erste Basibranchiale

bereits seine Function verlor oder wenigstens theilweise aufgegeben hat und damit den Weg andeutet, auf welchem es bei den Selachiern verschwand.

Für die Frage der ersten Entstehung des Kiemenskelets der Selachier hat die Ontogenese keinen Aufschluss zu geben vermocht. Sie hat nur dargethan, dass die Bogen ihre Gliederung erst secundär erhalten, was für die vergleichende Anatomie nicht fraglich war. Auch für das Copularsystem hat die Ontogenese nur gezeigt, dass die Knorpelstücke da sich bilden, wo sie später sich finden, auch in den definitiven völlig entsprechenden Verhältnissen, so dass von Allem, was die Vergleichung ergab, nichts sich herausstellte. Die abgekürzte Entwickelung liefert hier jeweils das Endresultat des durch die vergleichende Anatomie aufgedeckten phylogenetischen Ganges. Daher sind denn auch die Differenzen der Rochen und Haie meist vom Anfang an vorhanden. W. K. PARKER, Structure and Development of the skull in sharks and Skates. Transact. Zool. Soc. Vol. X. Für die Würdigung des relativen Werthes der Ontogenese sind diese Untersuchungen auch in ihrer phylogenetischen Resultatlosigkeit höchst schätzbares Material. Ob andere Objecte als die dort behandelten (Scyllium und Raja) mehr ergeben, ob namentlich die Frage der phyletischen Entstehung *des Copulasystems aus ventralen Enden der Kiemenbogen* (nach Analogie der Sternalbildung) Förderung erhält, muss vorerst dahingestellt bleiben. So viel kann aber ausgesprochen werden, dass jene Einzelstücke nach Ausweis von Chlamydoselache sehr wahrscheinlich aus Continuitätslösungen der Bogenenden und Concrescenzen dieser Theile entsprungen sind.

Fig. 268.



Ventraler Theil des Kiemenapparates von Chimaera monstrosa. *h* Hyoid. *hg* Copula desselben. *cb* Cardiobranchiale.

§ 128.

Mit dem Kiemenskelet der Selachier stehen noch kleinere Knorpelstücke im Zusammenhang, welche, in der Wand der Kiementaschen befindlich, denselben als Stütze dienen. Wir heißen sie *Radien*, *Kiemenstrahlen*. Im einfachsten Befunde sind es verjüngt auslaufende Knorpelstäbchen, den Kiemenbogen angereiht, wenn auch nicht immer direct von denselben entspringend. Ob sie phylogenetisch von letzteren aus entstanden, als Fortsätze der Bogen, ist bis jetzt noch nicht nachgewiesen, wenn auch der bei Torpedo bestehende Zustand, der sie in der That mit jenen in continuirlichem Zusammenhange zeigt, dafür sprechen konnte. Mehr noch kann die Thatsache gelten, dass bei Petromyzon eine *Fortsatzbildung der knorpeligen Kiemenbogen* besteht, woraus sogar unter theilweisen Abgliederungen neue Combinationen entstehen (S. 415). Jedenfalls deuten diese Befunde auf eine jenen Bogenbildungen zukommende Eigenschaft, Fortsätze abzusenden, und lassen die Abstammung der Knorpelradien der Selachier aus Fortsätzen der Kiemenbogen als wahrscheinlich gelten.

Solche Radien finden sich schon am oberen Theile des Kieferbogens hinten vom Palatoquadratum, als Stützen der sogenannten Spritzlochkieme, und bezeugen die primitive Kiemenbogennatur dieser Skelettheile. Sie sind hier meist verbreitert, zu dreien (Centrophorus) oder zweien (Acanthias) vorhanden, bei den übrigen

Haien, bei denen sie selten vermisst werden (Notidani), ist es ein einziges, plattenartiges Stück, welches bei Rochen bedeutendere Ausdehnung gewinnen kann. Der Umfang scheint mit der Weite des Raumes der in den Spritzlochcanal übergegangenen ersten Kiementasche in Zusammenhang zu stehen.

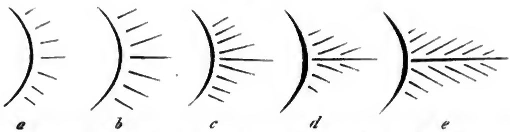
Im Ganzen betrachtet, besteht also hier ein Rest von Kiemenstrahlen, der, wo er nicht völlig verloren ging, eine Knorpelplatte vorstellt, welche wohl der Umbildung eines einzigen Strahls die Entstehung verdankt. Mit der Umgestaltung tritt auch eine andere Bedeutung auf und die Knorpelplatte kommt allmählich in die Function der Stütze einer *Klappe*. Dieser Wechsel der Leistung ist von großem Belang, denn er erhält den Knorpel unter geänderten Lebensverhältnissen, und wir verstehen sein Vorkommen auch in jenen Zuständen, in welchen die respiratorische Bedeutung der Kieme, der er gedient hatte, verschwunden ist.

Im Gegensatze hierzu verhalten sich die Strahlen des Hyoidbogens. Sie bestehen an beiden Abschnitten desselben und stützen die kiemenbesetzte Wand der ersten zur völligen Ausbildung gelangten Kiementasche, nachdem die erste angelegte in den vorerwähnten Canal überging. Es sind aber schon bei den Notidaniden nicht allgemein mehr einfache Stäbchen. Deren bestehen zwar in Mehrzahl am ventralen Stücke, auch am dorsalen ist oben eine Anzahl derselben vorhanden. An anderen, die gegen die Verbindungsstelle beider Hyoidstücke zu angebracht sind, besteht eine distale Theilung. So finden sich denn basal verbreiterte Knorpel, welche sich in der gleichen Ebene mehrfach verästeln (Fig. 198 *hr*). Von Strahlen, deren Ende nur eine kurze Gabel bildet, bis zu solchen, welche in 7—10 zum Theil nahe an der Basis beginnende Fortsätze auslaufen, finden sich alle Übergänge. Manchmal finden sich einzelne freie Stäbchen in den Zwischenräumen der Verzweigungen. Jene Übergänge lehren, dass nicht sowohl eine Concrescenz, als eine Ausbildung die ramificirten Platten hervorrief. Diese übernehmen die Function der einzelnen, isolirten, und bewirken, als Stützen besser fungirend, die Reduction der letzteren. Ein Wettbewerb der Organe! In solcher Art sehen wir bei den übrigen Haien die Radien in verminderter Zahl, besonders am Hyomandibulare, während das ventrale Hyoidstück häufiger isolirte Strahlen trägt. Bemerkenswerth ist eine mit wenigen Einzelstrahlen am Hyomandibulare sitzende große Knorpelplatte, welche Andeutungen einer Entstehung aus einer Ramification an sich trägt (Squatina). Diese Gebilde erlangen noch bei den Fischen große Bedeutung. Wir haben aus den oberen Radien den Opercularapparat abgeleitet, welcher beim Cranium betrachtet ward.

An den eigentlichen Kiemenbogen sind Radien nur dem Cerato- und Epibranchiale zugetheilt. Sie sind in der Regel einfach, wenn auch von verschiedener Stärke und Zahl (vergl. Fig. 270). Einer der Radien sitzt regelmäßig an der Verbindungsstelle jener beiden Theile und ist meist der mächtigste, während die dorsal und ventral ihm folgenden an Umfang abnehmen. Nur selten fand ich die dorsalen größer als die ventralen (Mustelus). Bei den Rochen wird eine Vermehrung der Radien angetroffen und eine dichtere Anordnung. Der Mittelstrahl zeichnet sich vor den anderen aus. Während bei den Haien nur eine Häufung der Radien um

den Mittelstrahl bestand, sind bei Rochen am Mittelstrahl Verbindungen mit benachbarten Radien erschienen (Rhynchobatus, Pristis). Man wird sich vorstellen

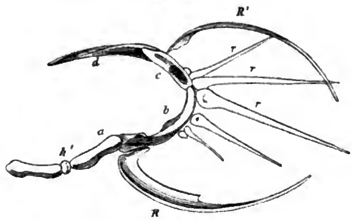
Fig. 269.



Schema des Verhaltens der Radien. *a*, *b* einfache Zustände. *c*, *d* Ausbildung eines Mittelstrahls, welcher selbst wieder Strahlen trägt *d*. Ideelle Weiterbildung dieses Zustandes *e*.

müssen, dass der Mittelstrahl benachbarte Radien in sich aufnahm (vergl. Fig. 269 *b*, *c*, *d*). *Ein Radius* (der mittelste) *ist zum Träger anderer geworden*, wie das auch an anderen Radien vorkommt (Trygon). Durch einfache Lageveränderung einzelner Radien geht hier eine combinirte Bildung hervor, in welcher ursprünglich gleichwerthige Theile geänderte Bedeutung empfangen.

Fig. 270.



Kiemenbogenskelet von Laemargus borealis. *a*, *b*, *c*, *d* Glieder des Bogens. *h'* Copula. *r* Radien. *R*, *R'* umgewandelte Radien. (Nach P. White.)

Die Stützfunction für die Kiementaschen wird bei den Haien aber noch auf eine andere Art geleistet. Knorpelspangen verlaufen nach außen von den Kiemenstrahlen, eine kommt dorsal (*R'*), die andere ventral (*R*). Bei bedeutender Ausbildung begegnen sich beide auf der Mitte des ganzen Weges, um an einander vorbei, jede in der Fortsetzung ihrer Richtung, allmählich auszulaufen (z. B. Cestracion). Durch die Bogenkrümmung dieser zwischen je zwei Taschen großentheils in ziemlich oberflächlichem Verlaufe befindlichen Knorpelspangen wird den Taschen eine äußere Stütze zu Theil. Die Anfänge der Spangen befinden sich in der Tiefe, dorsal und ventral, den Bogen genähert, von Musknlatur bedeckt. Mit der Wirbelsäule ergiebt sich kein Zusammenhang, wohl aber sind die jeder Seite durch einen dünnen Knorpelstreif unter einander in basalem Anschlusse. Diese zuweilen nur dorsal oder ventral bedeutender ausgebildeten, eine Art von *äußerem Kiemenskelet* herstellenden Knorpel stammen wahrscheinlich gleichfalls von Radien ab, indem die äußersten an jedem Kiemenbogen in jener Richtung sich vergrößerten. Den Rochen fehlen sie.

Bei der Frage von der *Abstammung der Radien* ist vor Allem zu erwägen, dass die discrete Ontogenese nicht ausschließt, dass Material von den Anlagen der Kiemenbogen dabei in Verwendung gelangt. Die mannigfachen Abgliederungen von knorpeligen Skelettheilen, wie sie uns bei der Wirbelsäule begegneten, fordern dazu auf, auch an anderen Skeletbildungen die sich findende Selbständigkeit nicht ohne Weiteres als einen primitiven Befund zu betrachten, sondern den durch die Vergleichung gebotenen Thatsachen ihr Recht zu lassen. Thatsache ist es aber, dass Kiemenbogen Fortsätze bilden (Petromyzon) und dass es auch Radien giebt, welche nicht von Kiemenbogen gelöst sind (Torpedo). Daraus ergiebt sich die oben im Texte gemachte Folgerung auf die primitiven Zustände der Kiemenstrahlen bei den Vorfahren der Selachier. Jedenfalls aber verbietet sich daraus die ontogenetische Selbständigkeit der Radien von vorn herein auch als eine phylogenetische anzusehen.

Der *Spritzlochknorpel* elektrischer Rochen (Torpedo) documentirt seine Zugehörigkeit zum Kieferbogen durch eine mit dem Hyomandibulare bestehende Verbindung mittels eines gegliederten Knorpelstiels. Diese Verbindung ist somit, von der Gliederung abgesehen, ähnlich wie jene der Radien, aber jener Stiel setzt sich in den Knorpel des Hyomandibulare fort, und darin liegt eine bedeutende Verschiedenheit, welche in der Verbindung einen primitiven Zustand zu erblicken verbietet. Wenn man die bedeutende Umgestaltung des Kieferapparates der Rochen erwägt (s. S. 334), wird man in diesem erlangten Zusammenhange nichts Befremdendes finden. Der Knorpel ist ja schon bei Haien oftmals in ziemlicher Entfernung vom Palatoquadratum zu finden, nach Maßgabe der Ausbildung des Hyomandibulare zum Kieferstiel. Ein zweites dem Hyomandibulare angegliedertes Knorpelstück wird wohl ähnlich zu deuten sein. Ein ungegliedertes, dem Ende des Hyomandibulare eingelenktes Knorpelstück besitzt Narcine (HENLE). Über die Spritzlochknorpel s. J. MÜLLER, Myxinoiden. I. S. 142 ff.

Die *Radien der Kiemenbogen* zeigen sich bei den Haien in sehr verschiedener Zahl. 3—5 bei Scymnus, 8—12 bei Scyllium können als Belege dafür dienen. Zuweilen finden sich außer den entwickelten Radien noch einige kleine Knorpelstückchen vor. Dem letzten Kiemenbogen (5.) fehlen Radien. Aber am äußeren Rande dieses Bogens fand ich bei Scyllium eine Reihe kleiner Knorpelchen dicht unter der Auskleidung der letzten Kiemenspalte. Dadurch wird der Beweis geliefert für den ursprünglichen Radienbesatz auch dieses Bogens, wie derselbe 5. Bogen bei den Notidaniden ja noch eine Kieme trägt. Jene Knorpelchen (4) sind rudimentäre Radien. Bei anderen Haien nimmt diese Stelle ein großes Knorpelstück ein. Es ward als Rudiment eines sechsten Kiemenbogens gedeutet (STANNIUS). Seine Lage *vorn* an der Außenseite des Bogens sowie seine Gestaltung bei Spinax, wo ich es in drei Zacken auslaufend fand, sind dieser Deutung nicht günstig. Bei Cestracion, wo der Knorpel bedeutend groß ist, vermittelt er die Verbindung des letzten Kiemenbogens mit dem Schultergürtel und ist vom vorderen Rande mehr nach außen gerückt. Auch bei manchen anderen Haien ward er von STANNIUS und auch von mir aufgefunden. Ob er einer sechsten Kiementasche angehört, welche allerdings angelegt wird, bleibt zu entscheiden.

Wie die *Kiemenbogen* der Rochen mit einem charakteristischen Relief ausgestattet sich darstellen und dadurch von der bei den Haien bestehenden einfacheren Form sich entfernten, so sind auch die *Radien* ausgebildeter anzutreffen. Sie besitzen eine in die Quere verbreiterte Basis, mit der sie der Außenfläche der Kiemenbogen ansitzen.

Bei einem Theile der Rochen verhalten sich die an Zahl sehr vermehrten Radien terminal denen der Haie gleich (Trygon, Myliobatis, Rhynchobatus, Pristis).

Raja bietet terminale Verbreiterungen der Radien in zwei ungleiche Lappen und nur der Mittelstrahl bewahrt die einfache Form. Bei Torpedo ist diese Verbreiterung weiter gebildet und die einander zugewendeten Theile der terminalen Lamellen berühren sich oder legen sich über einander, ein Dach bildend, welches über den geschlossenen Theil der Kiementasche sich wölbt. Dadurch wird eine ähnliche Stützleistung erzielt, wie bei Haien durch die äußeren Knorpelspangen.

Diese Spangen, welche RATHKE zuerst genauer beschrieb, wurden von demselben dem äußeren Kiemenskelet der Cyclostomen verglichen. Ich war ihm darin gefolgt, halte aber jetzt die andere, von DOHRN zuerst geäußerte Deutung für die richtigere, obwohl auch hier die Ontogenese nichts Sicheres erwies.

An der Innenseite der Kiemenbogen der Haie befinden sich noch kleine Knorpelstückchen unmittelbar unter der Auskleidung des Pharynx. Ich hatte sie *Pharynxradien* genannt. Bei Heptanchus fand ich sie zu zweien am 3. und zu dreien am 4. Bogen vorhanden, von abgeplatteter Form. Sie sind der hinteren Fläche der Bogen genähert. Weiter sind sie bei Hexanchus ausgebildet, aber auch bei den Dornhaien sind sie noch nicht allgemein, während sie bei anderen Haien nicht bloß beständiger und zahlreicher, sondern auch auf die vordere und hintere Kante der Kiemenbogen vertheilt sind. So ragen sie von zwei Seiten her gegen die innere Kiemenspalte vor und werden in einander greifend beim Verschlusse der Spalte wirksam. In der Überkleidung der Knorpelchen trifft sich häufig ein reicher Besatz von Hautzähnchen. Die Genese dieser Knorpelchen scheint den Kiemenbogen fremd zu sein, denn ich finde sie von der Auskleidung ausgehend.

H. RATHKE, Anatomisch-philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbelthiere. Dorpat 1832. Ausführliche Darstellung des Kiemenskelets der Selachier s. in meinen Untersuchungen zur vergl. Anat. der Wirbelthiere. III. Heft. 1872.

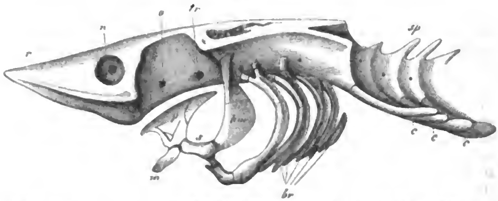
§ 129.

Mit der Erwerbung eines *knöchernen Skelets* ist auch dem Kiemengerüst eine Veränderung zu Theil geworden. Das Knochengewebe nimmt allmählich die Stelle des Knorpels ein, beginnend bei Ganoiden, vollständiger bei Teleostei, wenn auch manche Strecken noch knorpelig bleiben. Am meisten trifft sich das bei den Stören, deren Kiemenskelet großentheils nur knöcherne Scheiden besitzt. Die Zahl der Bogen, schon innerhalb der Selachier auf 5 begrenzt, hat sich erhalten, aber der Apparat dehnt sich nicht mehr, nie wenigstens bedeutend in die Rumpfregion. Seine Beschränkung auf den Kopf geht Hand in Hand mit einer compendiöseren Gestaltung der Kiemen vorzüglich durch Reduction der Septa der Kiementaschen. Auch den letzten Kiemenbogen treffen, wie bei Selachiern, die bedeutendsten Veränderungen. Das von den *Kiemenstrahlen* dargestellte Stützwerk tritt gleichfalls in neue, aus jener Reduction der Septa entspringende Verhältnisse. Es wird durch zahlreiche kleine Knorpelstäbchen gebildet, welche jetzt den einzelnen Kiemenblättchen angehören (s. darüber bei den Kiemen). Was sie in Minderzahl bei Selachiern der Gesammtheit der Kiemenwand leisteten, kommt jetzt durch die Vermehrung und Vertheilung als Leistung für die einzelnen Blättchen zum Ausdrucke.

Die wenigen lebenden Repräsentanten der *Ganoiden* bieten alle eine bedeutende Divergenz der Einrichtung des Kiemenskelets. Bei den Stören ist diese

schon in der Sonderung des Hyoidbogens ausgedrückt, welche wir beim Cranium prüften. Der untere Theil des Hyoidbogens, den wir fortan »*Hyoid*« nennen werden, schließt sich vorn den Kiemenbogen an, die er mit dem Kiefergerüst verbindet. In Fig. 271 ist dieses Stück in starker Verkürzung zu sehen, vollständiger

Fig. 271.



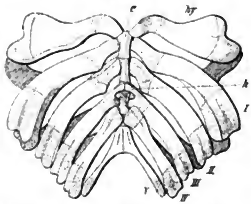
Kopfskelet von Acipenser sturio nach Entfernung der Deckknochen. *r* Rostrum. *n* Nasenhöhle. *o* Opticusaustrittsstelle. *tr* Trigeminusaustrittsstelle. *sp* Dornfortsätze des vorderen mit dem Cranium verschmolzenen Abschnittes der Wirbelsäule. *p* Palatoquadratstück. *m* Mandibel. *Hm* Hyomandibulare. *s* Symplecticum. *br* Kiemenbogen. *c* Rippen.

in Fig. 272 *hy*. Die folgenden, an Umfang rasch abnehmenden Bogen sind mit den hinter einander liegenden Copulae im Zusammenhang, der erste an jener, welche auch das Hyoid aufnimmt, der zweite mit einer zweiten Copula und der 3.—4. mit der letzten (vergl. Fig. 271). Diesem Zustande ging aber ein vollständigeres Copularsystem voraus, indem *vier* knorpelige Copulae angelegt waren (W. K. Parker), von welchen das erste, große, außer dem Hyoid noch drei Branchialia aufnimmt, während das zweite zwischen 3. und 4. Branchiale, das dritte zwischen 4. und 5. Branchiale liegt und das letzte, größere Stück dem Cardiobranchiale der Selachier homolog erscheint. An diesem Apparate bleibt aber nur der vordere Abschnitt erhalten, indem aus dem 1. die beiden ersten Copulae, aus dem zweiten die 3. Copula entstehen. Ist in jener Anlage distaler Copulae auch ein Anschluss an Selachier nicht zu erkennen, so bildet doch, wenn auch ein vorderstes Stück verschwand, *die Erhaltung vorderer Copulae und damit der Zusammenschluss der Reihe derselben nunmehr einen für die Gesammtheit der Ganoiden und Teleostei dauernden Charakter, der etwas Primitiveres ausdrückt, als die Selachier boten.* Die Reduction einer letzten Copula, des bei Selachiern mächtigen Cardiobranchiale, bezeichnet einen Fortschritt. Sie steht wohl unter Anderem im Zusammenhang mit dem neuen Aufbaue des Schultergürtels, gegen welchen der vom Cardiobranchiale getragene letzte Kiemenbogen sich stützte. Auch die geänderte Lagebeziehung des Herzens zum Schultergürtel ist, wenn auch zunächst nur für die Minderung der Breite jenes Skelettheils, von Belang. Auf diese Weise wird die Reduction abzuleiten sein, welcher wir nunmehr im Gebiete der distalen Copulae begegnen.

Der Concrescenz einer Anzahl (wahrscheinlich dreier) vorderer Copulae verdankt wohl auch die einheitliche knöcherne Copularplatte von *Polypterus* ihre

Entstehung, deren distale Breite einen Gegensatz zu dem Verhalten der Copulae bei Ganoiden und Teleostei darstellt. Denn auch bei *Lepidosteus* verjüngen sich die Copulae derart, dass das distalste in einen Knorpelfaden ausläuft. Die distale Reduction der Copulae ist aber auch hier eine erworbene, denn in jungen Stadien endet der einheitliche Copularknorpel mit einer Verbreiterung (W. K. PARKER) und deutet damit das Cardiobranchiale der Selachier an. Auch *Amia* besitzt diesen distalen Abschnitt, aber als eine verticale, Muskeln aufnehmende Knorpelplatte. Vor diesem kommen aber noch drei in ganz bestimmtem Verhalten zu den Kiemenbogen, von welchen der 1., 2. und 3. je zwischen zwei Copulae befestigt sind. Darin liegt ein nur bei wenigen Selachiern (Heptanchus [Fig. 261], Squatina, Cestracion) ausgesprochener Befund, welcher als ein sehr primitiver zu erachten ist und der mit einem anderen Verhalten Hand in Hand geht. Vor der ersten Copula und den beiden an einander gedrängten Hypohyalia befindet sich nämlich noch ein Skelettheil, welcher sich knöchern in die fibröse Zunge erstreckt. An die Verbindung seiner Basis mit der 1. Copula legt sich der Hyoidbogen ebenso an, wie die Kiemenbogen zwischen zwei Copulae. Dadurch wird die Deutung einer Copula auch für jenen Skelettheil sicher, *er erscheint aus einer Copula zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen entstanden und behielt seine distale Verbindung, während die proximale mit der neuen Function des Kieferbogens sich gelöst hat.* Dieser Skelettheil, welcher ursprünglich knorpelig ist (W. K. PARKER), entspricht dem *Glossohyale*, wie wir es bei Selachiern auffassten. Aber während er dort vom Hyoid umfasst wurde, wie dessen Copula erschien, ist er hier vor das Hyoid gedrängt, dessen beide Endstücke sich zwischen es und die erste Copula, dem eigentlichen Basihyale, lagern. Darin liegt eine Lepidosteus auszeichnende Besonderheit, welche wieder der eigenen Stellung dieses Ganoiden entspricht.

Fig. 272.



Kiemenskelet von Acipenser sturio in ventraler Ansicht. Knorpel punktirt. *hy* Hyoid. *c* Copula. *k* Knorpelfortsatz.

An dem Hyoid besteht bei Acipenser noch nicht die Gliederung, welche die anderen Ganoiden besitzen. Nur das ventrale Ende ist abgegliedert, während das dorsale erst bei Polypterus selbständig wird. Das Mittelstück ist in beiden einheitlich. Auch an den Kiemenbogen stellen sich bei Acipenser durch noch vorhandenen Zusammenhang des knorpeligen ventralen Endes mit dem, einem Ceratobranchiale homodynamen Gliede niedere, selbst unter die Selachier greifende Zustände dar. Dagegen besteht dorsal für die zwei ersten Bogen eine Sonderung in einer Gabelbildung, mit welcher sie dem Cranium verbunden sind. Der dem Cranium ebenfalls angeschlossene dritte Bogen zeigt in einer Verbreiterung an jener Stelle einen Übergangsbefund (Fig. 271).

Der letzte Kiemenbogen ist bei allen Ganoiden in einer Rückbildung, welche weiter ging als bei den Haien, indem auch der dorsale Abschnitt (Epibranchiale und Pharyngobranchiale) fehlt. Er ist ein *einheitliches Knochenstück*, welches bei *Acipenser* proximal auf einer Strecke dem anderseitigen angeschlossen (Fig. 272), nur an dem vorhergehenden Bogen Verbindung besitzt und bei *Lepidosteus* noch unbedeutender nur Bandverbindung aufweist. Ähnlich verhält sich auch *Amia*. Man kann ihn bei diesen *als aus dem Complex frei geworden* betrachten, wie auch der vorhergehende nicht mehr direct an der rudimentären Copula sitzt. Bei *Polypterus* wird der fünfte Bogen vermisst und eine knöcherne Verbreiterung des 4. ist auf das Rudiment eines 5. beziehbar. Jedenfalls besteht hier die bedeutendste Reduction.

Die Gliederung der Bogen differirt nicht minder bei Polypterus, indem das als Ceratobranchiale aufgefasste Stück auch über die Krümmung des Bogens sich fortsetzt, wie denn auch an den dorsalen Endstücken jene oben berücksichtigten Benennungen nicht stricte zu verwenden sind. Lepidosteus dagegen zeigt sich mehr im Anschlusse an die Teleostei. Der ganze Apparat ergiebt sich somit bei Ganoiden mit seiner Divergenz in wichtigen Befunden, welche theils den genetischen Zusammenhang mit niedersten Zuständen kund geben, theils die Vorstufen für höhere sind.

Das *Hyoid* zeigt sein Verbindungsstück mit dem Hyomandibulare bei Polypterus noch in sehr massiver Form. Bei Acipenser fügt es sich in ähnlicher Gestalt an die von mir als Symplecticum gedeutete Fortsetzung des Hyomandibulare an. Die Radien des Hyoid erhielten sich nur bei Lepidosteus, 3—4 in stark abnehmender Größe. Bei den Stören in veränderter Weise, die beim Cranium berücksichtigt ist.

Ein unter den Selachiern nur bei den Rochen zur Ausbildung gelangendes, bei Haien nur hin und wieder angedeutetes Relief der Kiemenbogen, welches durch Anpassung an die an ihrer Außenseite verlaufenden Blutgefäße entsteht, zeigt sich bei den Stören erst im Beginne (vergl. Fig. 272). Die Rinnen sind auch mehr an den knorpeligen als an den knöchernen Strecken der Bogen ausgeprägt und treten erst bei den Knochenganoiden allgemeiner hervor, um dann bei den Teleostei typische Befunde zu bleiben.

Der Pharyngealseite der Kiemenbogen sitzen bei Polypterus und Lepidosteus knöcherne, zahntragende Platten auf, welche uns erst später interessiren. Hier ist ihrer vorzüglich bei Polypterus zu gedenken, bei welchem der 4. Kiemenbogen mit anderen auch eine wie aus der Reihe gerückte Platte trägt. Sie ist mit der Unterlage in Zusammenhang und stellt sich ventral wie eine locale Verbreiterung des Bogens dar. Ich halte sie für den Überrest eines 5. Bogens.

Die Deutung der ersten Copula (des *Glossohyale, Os entoglossum*) als eines auch dem Kieferbogen ursprünglich angehörigen Skelettheiles könnte auch von den Teleostei ausgehend begründet werden, da dort ein ähnlicher Theil existirt. Allein es ist von Wichtigkeit, dass die bei den Selachiern sehr veränderte Einrichtung bei Ganoiden sich deutlicher in dem primitiveren Befunde zeigt. Aus der Vergleichung dieser mannigfachen Verhältnisse geht die sichere Begründung der Deutung jener Zustände hervor. Die Brücke stellt sich hier von minderer Länge dar. In dieser Region des Kiemenskelets ergeben sich somit ansehnliche Variationen, welche an das Freiwerden des Hyoids geknüpft scheinen.

Eine besondere Bildung geht bei den Stören vom dritten Kiemenbogen aus. Dessen knorpeliger Verbindungstheil schickt ventral eine Knorpelspange medianwärts, welche den Kiemenarterienstamm umfasst. Scaphirhynchus besitzt noch keinen medianen Abschluss in dieser Bildung. Bei Acipenser ist dieser eingetreten (vergl. Fig. 272 *h*).

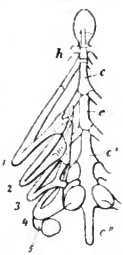
Über das Kiemenskelet der Ganoiden s. JOH. MÜLLER, Ganoiden und Myxinoiden. I. W. K. PARKER, Philos. Transact. Vol. 173.

Mit den mannigfaltigen Ausbildungszuständen, welche wir am Kiemenskelet der Fische von den Selachiern an kennen lernten, contrastirt sehr bedeutend dieser Apparat bei den Dipnoern. Er erscheint nicht bloß in sehr schwachen, aus Hyalinknorpel bestehenden Stützgebilden, sondern entbehrt auch formal des Anschlusses an einen der vorausgehend beschriebenen Befunde. Fünf Bogen werden von Protopterus, sechs von Ceratodus angeführt. Sie liegen dicht unter der Schleimhaut, entbehren auch der medialen Verbindung, so dass hier die primitivste Natur des Kiemenskelets ausgesprochen ist. Das Hyoid, wenn auch relativ viel voluminöser und partiell ossificirt, steht demnach auf dem gleich tiefen Niveau der Sonderung und auch das Kopfskelet könnte hier mit angeführt werden. Bezüglich dieser Verhältnisse des Kiemenskelets dürfte weniger eine Reduction als ein Stehenbleiben auf sehr tiefer Stufe anzunehmen sein, und dadurch werden jene Befunde von Wichtigkeit, *denn sie lehren die auch ontogenetisch vorhandenen Gliederungen an den in Frage stehenden Skelettheilen bei den anderen Fischen als secundären Erwerb kennen,* dem gegenüber das primitive Verhalten hier durch die Vergleichung nachweisbar wird.

§ 130.

Bei viel größerer Gleichartigkeit in der Zusammensetzung, als es bei Selachiern und Ganoiden sich traf, bietet das Kiemengerüst der Teleostei doch nicht minder bedeutende Umgestaltungen, indem mannigfache Anpassungen an dem ererbten Bestande sich geltend machen.

Fig. 273.



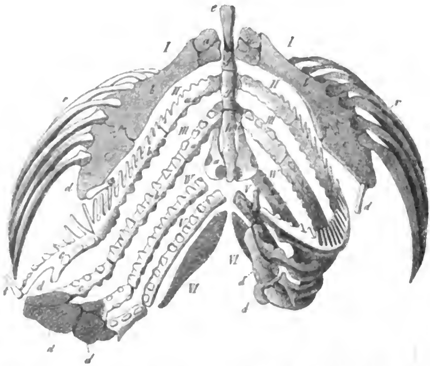
Kiemenskelet von Alepocephalus rostratus, linke Hälfte dorsal gesehen. *h* Hyoid. *c*—*c''* Copulae.

Der untere Abschnitt des Zungenbeinbogens oder das *Hyoidstück* ist ziemlich allgemein in vier Knochenstücke zerlegt, davon zwei größere den mittleren Abschnitt (Fig. 274 *I, b, c*) zusammensetzen. Das bei Ganoiden noch sehr massive Verbindungsstück mit dem Kieferstiel ist ein schlankes Knochenstückchen geworden (Stylohyale) (*I, d*). Wie schon bei Lepidosteus, trägt das Hyoid knöcherne Strahlen (Fig. 274 *I, r*) (*Radii branchiostegi*), zwischen denen eine den gesammten Kiemenapparat deckende Membran (Membrana branchiostega) sich ausspannt. Aus dem Zungenbeinbogen geht somit ein meist sehr bedeutend entfaltetes Schutzorgan des Athmungsapparates hervor.

Die in respiratorischen Beziehungen stehenden Bogenpaare finden sich zu fünf. Während die ersten derselben (*II, III, IV*) sich noch regelmäßig an Copulae (*f, g*) ansetzen, sind die letzten in

ziemlich differenten Befunden. Der primitive Znstand ist zwar noch bei manchen, am vollständigsten bei Clupeiden erhalten, allein bei der Mehrzahl der Teleostei liegen hier bemerkenswerthe Umgestaltungen vor. Die Bogen sind dann meist zu mehreren Paaren (*V*, *VI*) mit einem Stücke (*a*) vereinigt und bieten immer, sowohl in Zahl ihrer Theile wie an Volum, Rückbildungen dar. Das letzte, nur aus einem einzigen Stücke jederseits bestehende Paar (*VI*) trägt gar keine Kieme, auch am vorletzten kommt häufig nur ein einseitiger Besatz mit Kiemenblättchen vor; dagegen gewinnen am letzten Zahnbildungen eine bedeutendere Entfaltung. Andere Modificationen der hinteren Kiemenbogen werden bei den Labyrinthobranchiern sowie bei manchen Clupeiden getroffen und beruhen auf der Umbildung einzelner Bogenglieder zur Bildung wasseraufnehmender Räume.

Fig. 274.



Hyoid und Kiemenbogen von Perca fluviatilis. *I—VI* Bogenreihen; der erste Bogen (*I*) das Hyoid, die vier nächsten (*II—V*) Kiemenbogen und der letzte (*VI*) untere Schlundknochen vorstellend. *a*, *b*, *c*, *d* Glieder der Bogen. Das oberste Stück (*d*) der Kiemenbogen stellt die Ossa pharyngea superiora dar. *r* Radii branchiostegi. *e* Glossohyale. *f*, *g*, *h* Copulae. An den Branchialbogen sind die Zahnbesätze mit dargestellt. (Nach CUVIER.)

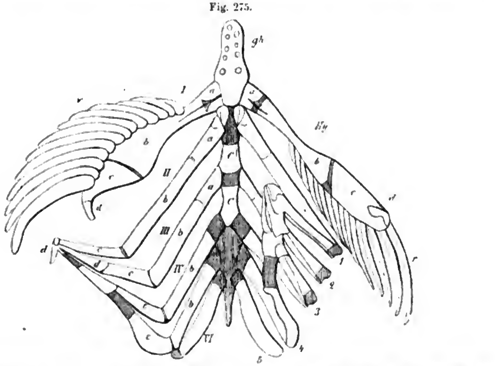
An dem System der *Copulae* ist vor Allem die vorderste, der wir schon bei Lepidosteus begegneten, bemerkenswerth. Sie geht aus einer selbständigen Knorpelanlage hervor, während die folgenden eine solche gemeinsam besitzen, und nur beim Bestehen eines distalen Fortsatzes kommt auch diesen eine discrete Knorpelanlage zu (Fario). Jenes vordere Stück zeigt sich bald als eine breitere Platte, bald von mehr cylindrischer Form, und immer distal mit dem Basihyoid in Verbindung. Durch das Bestehen dieses *Os entoglossum* (Glossohyale) vor dem Basihyoid bietet sich also auch bei Teleostei ein minder veränderter Zustand als bei fast allen Selachiern, wo das Glossohyale in der Rolle eines Basihyoid sich traf.

Es ist verbreitet bei den meisten Physostomen, aber auch bei Percoiden, Pleuronectiden und anderen. Häufig bleibt ein großer Theil knorpelig.

Die folgenden Copulae erhalten sich in größerer Gleichartigkeit als Ossificationen des primitiv einheitlichen Knorpels, in regelmäßigen Abständen die Kiemenbogenpaare zwischen sich aufnehmend, bei Clupeiden, wobei die den 4. und 5. Bogen aufnehmenden Theile zu einem Stücke verschmolzen sind. Dieses erstreckt sich sogar, meist cylindrisch oder verjüngt, noch distal, dadurch an das Cardiobranchiale der Selachier und Chimären erinnernd. Auch bei Salmonen (Fig. 275) kommt dieses Verhalten vor, auch sonst hin und wieder (Alepocephalus, Amphipnous). Bei den meisten Teleostei ist dagegen eine Verkürzung der Copularreihe von hinten her erfolgt, diese trifft somit am meisten das vorhin ausgedehnter dargestellte letzte Basibranchiale, welches sich dem Anschlusse des letzten, zuweilen auch des vorletzten Bogens entzieht (vergl. Fig. 275). Dann ist die ganze Reihe sammt dem Glossohyale auf drei bis vier Glieder reducirt und kann auch noch weiter gemindert sein. Auch aus dem Maße der Ossification ergeben sich mannigfaltige Zustände.

An den *Kiemenbogen* zeigt sich eine große Differenz in der Stärke. Sehr schmal sind sie bei den Muraenoiden (dünne Stäbchen bei Muraenophis). Die

Fig. 275.



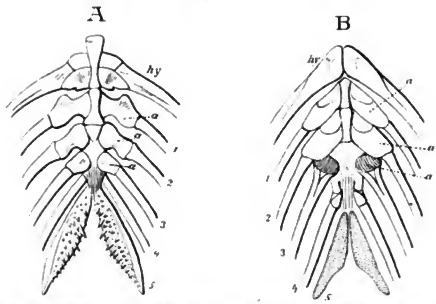
Kiemenskelet von Fario lacustris von der Innenseite links ausgebreitet. Die Knorpeltheile sind schraffirt. *gh* Glossohyale. *C, C* Copulae. Andere Bezeichnung wie vorige Figur.

Gliederung waltet wie bei Selachiern und ebenso in distal abnehmender Weise; der 3. und 4. Bogen ist noch den vorhergehenden ähnlich, besitzt aber häufig ein gemeinsames Hypobranchiale, und der 5. Bogen erscheint fast immer als ein einfaches Stück. Dagegen bestehen an dem vierten bemerkenswerthe Differenzirungen am dorsalen Abschnitte, indem dessen Pharyngobranchiale bei Clupeiden

verändert ist und mit der Bildung der oben beregten accessorischen Kiemenorgane in Zusammenhang steht. Ob daran auch der fünfte Bogen mit einem dorsalen Stücke theilnimmt, ist zweifelhaft. Ein solches habe ich bei Alosa nachgewiesen, so dass hier noch ein Skelettheil besteht, welchen selbst die Ganoiden nicht mehr besitzen. Häufig zeichnet sich der nur ventrale Lage einnehmende 5. Bogenrest durch reichen Zahnbesatz aus (Fig. 276), selbst wenn Zähne an anderen ventralen Abschnitten der Kieferbogen oder selbst an den Kiefern fehlen (Cyprinoiden). Man hatte dann diesen 5. Bogen *Os pharyngeum inferius* genannt. Einen Verlust der Selbständigkeit erfährt dieser Bogen durch Verschmelzung mit dem anderseitigen (Pharyngognathi), gegen den er, wie schon bei den Stören, auch in anderen Abtheilungen sich anlehnend oder in Nahtverbindung getroffen wird.

Der in der Anpassung an die Qualität der Nahrung sich geltend machende Einfluss der Lebensverhältnisse bewirkt auch an den respiratorischen Bogen manche Neugestaltung, und da ist es nicht bloß die Ausbildung des Zahnbesatzes, welcher bei dem Darmsystem zu würdigen ist, sondern vielmehr die Formveränderung, welche Abschnitten von Bogen zu Theil wird. Diese trifft sich an den nicht kiementragenden Gliedern der Bogen, den ersten und dem letzten. So lassen die Hypobranchialia der ersten drei Kiemenbogen unter ansehnlicher Verbreiterung in Concurrenz mit den Copulae, den Boden der Mundhöhle wie mit Knochenplatten erscheinen, selbst ohne dass Zähne damit verbunden sind. In vielen und von einander verschiedenen Familien sind solche Befunde vorhanden. Wir führen hier nur ein Beispiel von den Siluroiden (Bagrus) und den diesen fern stehenden Sparoiden (Pagrus) an (vergl. Fig. 276 *A*, *B*), in beiden verschiedene Grade der

Fig. 276.



Ventraler Theil des Kiemenskelets: *A* eines Sparoiden (Pagrus), *B* eines Siluroiden (Bagrus). *a* Hypobranchialia (Ossa pharyngea inferiora). *hy* Hyoid.

Umgestaltung, und bei Bagrus sind die Hypobranchialia des 3. Bogens sogar noch im Knorpelzustande in der Verbreiterung zu sehen. Beide Beispiele repräsentiren

zugleich Fälle selbständig erworbener Anpassungen. Wahrscheinlich ist diese Veränderung phylogenetisch auf Grund reichen Zahnbesatzes dieser Theile erfolgt, wie man denn in vielen Fällen jene Stücke noch in dieser Ausstattung antrifft.

Auch die dorsalen Enden (Pharyngobranchialia) der Bogen bewahren nicht immer den einfacheren Zustand (z. B. Clupeiden, Muraenoiden). Sehr häufig besitzt der 2.—4. Bogen bloß eine plattenförmige Umgestaltung, wobei die Stücke jeder Seite unter sich in engeren Anschluss, zuweilen in feste Verbindung gelangt sind. Da die beiderseitigen dicht an einander gerückt sind, kommt auch dem Dache der Mundhöhle ein durch Muskulatur actionsfähiger Knochenbeleg zu (*Ossa pharyngea superiora*) (Fig. 276). Bei der sehr häufig ansehnlich entfalteten Bezahnung dieser Stücke gestaltet sich daraus ein mit den ventralen zahntragenden Stücken zusammenwirkender Apparat.

Vom Hyoid mit seinen Radii branchiostegi gehen nicht minder mannigfaltige Differenzirungen aus. Das bei Ganoiden einheitliche Hypohyale setzt sich in der Regel aus zwei Ossificationen zusammen und kann mit diesen auch in engeren Anschluss an die Copula treten (Mormyren), so dass der gesammte vordere Abschnitt des Kiemengerüstes einen knöchernen Complex bildet, an welchem die primitive Gliederung zurücktritt. Die Radien selbst variiren in Zahl, Form und Größe, und bieten zahlreiche Anpassungen an die Ausbildung der Kiemenhöhle und die sie deckende Membran. Überaus lang sind sie bei Lophius. Als lange und dünne Stäbchen mit schleifenförmigem Verlaufe treten sie bei den Muraenoiden auf.

Die *accessorischen Kiemenorgane* finden sich bei Clupeiden und Verwandten verbreitet und lehnen sich als Erweiterungen der dorsalen Pharynxwand an das verbreiterte Pharyngobranchiale des 4. Bogens (Melitta, Chaetoessa, Lutodeira). Mehr hat sich jener Skelettheil angepasst bei Alepocephalus und ausgedehntere Stütze liefert er dem spiralig aufgerollten Organ bei Heterotis. Von diesen mehr in einer Reihe liegenden Zuständen sind die Umgestaltungen am Epibranchiale des ersten Kiemenbogens der *Labyrinthfische* zu unterscheiden. Dieser Theil lässt lamellöse dünne, mit Schleimhaut überkleidete Fortsätze entstehen, welche mit ihren Krümmungen das »Labyrinth« bilden, in welchem von dem auf das Land gehenden Fische Wasser eine Zeit lang aufbewahrt wird. Hyrtl, Das access. Kiemenorgan der Clupeaceen. Wiener Denkschriften. Math.-Naturw. Classe. Bd. X. W. Peters, Das Kiemengerüst der Labyrinthfische. Arch. f. Anat. u. Phys. 1853. S. 427.

Mit dem Hyoid findet sich ventral ein Knochenstück in Verbindung, welches der Insertion von Muskulatur dient. Ich vermisste es bei Lepidosteus, wo dieselbe Muskulatur besteht. Dagegen besitzt es Polypterus paarig, jedes mit einem Bandstrange dem betreffenden Hyoidstück angefügt. Bei den meisten Teleostei ist es zu einem einheitlichen Stücke geworden, zeigt aber nicht selten noch Spuren ursprünglicher Duplicität (bei manchen Siluroiden).

Umgestaltungen bei Amphibien.

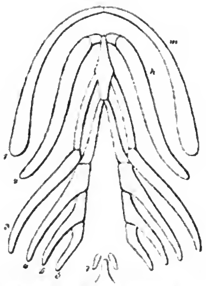
§ 131.

Neue Ereignisse betreffen das Kiemenskelet der Amphibien, indem dasselbe nur zum Theil in den bei den Fischen vorhandenen Befunden sich forterhält zum Theil in ganz andere Beziehungen übergeht. Im Ganzen waltet neben einer

beschränkten Sonderung eine bedeutende Reduction, in so fern die sonst den Bogen zukommende reichere Gliederung nicht mehr auftritt. Dadurch erscheint zwischen den Amphibien und den Fischen eine breitere Kluft, als eine solche die großen Abtheilungen der Fische schied, und trotz der Kiemenathmung geben sich bei Amphibien doch um sehr Vieles weitergebildete Zustände kund. Aber die Anknüpfung ist dennoch leicht wahrzunehmen. Wir finden sie schon in der Zahl der Bogen, deren außer dem Hyoid fünf vorhanden sind wie bei fast allen Fischen.

Wir wenden uns gleich dem letzten zu, weil dieser, rudimentär, wie er schon bei den meisten Fischen war, auch durch sein spätes Auftreten aus der Reihe der anderen gelangt und unser Interesse später noch einmal in Anspruch nimmt. Er bildet ein kleines Knorpelstück (Fig. 277 7), welches hinter dem schon vorher differenzirten 4. Kiemenbogen entsteht und der Wand der Luftwege zugetheilt ist. Wenn wir wissen, *dass der 5. Kiemenbogen schon bei den Fischen seine Bedeutung für die Kiemen verliert und sich rückbildet*, auch nur in losem Zusammenhange mit den anderen Bogen besteht, so ist es nicht befremdend, die Anlage desselben Bogens von noch minderem Umfange zu finden und, wie viele rudimentäre Organe, in verspätetem Auftreten. Dieses war die Ursache, wesshalb man jenen Knorpel als dem Kiemenskelet fremd erachtet hatte. Aber durch diese zeitliche Verschiebung trifft er mit der Zeit zusammen, in der er als *Cartilago lateralis* im Skelet der Luftwege eine neue Function empfängt. Nach Ausscheidung dieses 5. Bogens bleiben noch vier und der Hyoidbogen als typischer Apparat bei den Larven aller Amphibien wie bei den Perennibranchiaten bestehen.

Fig. 277.

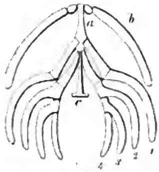


Unterkiefer und Kiemenbogenapparat von Triton. *1* Unterkiefer (*m*). *2* Zungenbein (*h*). *3, 4, 5, 6* Kiemenbogen. *7* Cartilago lateralis.

Vom Hyoidbogen ist aber gleichfalls ein Theil in andere Dienste getreten. Nicht von einer gemeinschaftlichen knorpeligen Anlage, sondern aus dem Material dazu formt sich ein kleiner Skelettheil, welcher, an die Labyrinthwand des Craniums befestigt, beim Gehörapparat in Function gelangt. Wenn auch ein Theil davon aus der Labyrinthwand selbst hervorgeht (Operculum) und die Angaben bezüglich mancher Einzelheiten keineswegs übereinstimmen, so ist doch die Betheiligung des Hyoidbogens an der Herstellung jenes Gebildes (Columella) außer Zweifel. Die Ontogenese reproducirt auch hier nur einen Theil der Geschichte des Organs, den letzten, in welchem die Continuität mit dem übrigen Hyoidbogen bereits gelöst ist, wie ja schon bei den Fischen der obere Theil desselben das Hyomandibulare gebildet hatte. So geht auch hier der homologe Abschnitt, aber minderen Umfanges, in neue Zustände über, an die er mit mancherlei Sonderungen sich anpasst.

Der Apparat zeigt bei allen Amphibien eine Beschränkung der Copulae, welche in der Regel durch ein einziges oder durch zwei auf einander folgende dargestellt wird. Bei den *Urodelen* bleibt während der Kiemenathmung das knorpelige Hyoid mit der Copula auf verschiedene Art (meist durch ein Hypohyale) im Anschlusse und pflegt fernerer Gliederung zu entbehren, wie eine solche auch den beiden letzten Kiemenbogen abgeht. Die Copula lag dem ersten und zweiten Branchialbogen auf, entspricht somit einem einheitlichen Basibranchiale, wie solches als Knorpel bei Ganoiden und Teleostei dem gegliederten Zustande vorausgeht. Die Verbindung mit diesem Knorpel vermittelt für den 1. und 2. Bogen ein längeres abgegliedertes Hypobranchiale, während der 3., an Volum geminderte Bogen dem vorhergehenden angefügt ist und der letzte, noch mehr rudimentär, auf dieselbe Art sich verbindet. Der Anschluss des 4. Branchiale bietet jedoch bemerkenswerthe Differenzen, indem er bald mit einer Verbreiterung geschieht (Fig. 277), wie sie auch das 2. und 3. Branchiale in der Regel besitzen, bald nur mit einer ganz schmalen Spitze (z. B. Chondrotus, COPE), und somit, auch durch manche Zwischenstufen, der Weg *in der Richtung einer völligen Ablösung dieses Branchiale aus dem Gerüstverbande* sich darstellt.

Fig. 278.

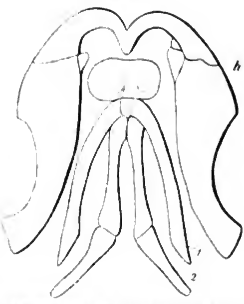


Zungenbein und Kiemenbogen einer Larve von Salamandra maculosa. *a* erste Copula. *b* Zungenbeinbogen. *1—4* Kiemenbogen. *c* Anhang der Copula.

Eine distale Fortsetzung des Basibranchiale, welche mit einer Gabelung oder auch einem queren Abschnitte endet, erscheint in sehr verschiedener Weise in Ausbildung (Salamandra [Fig. 278 *c*], Siredon, Spelerpes).

An diesem Kiemenskelet erfolgt allmählich Ossification und es bleibt zum größten Theil fortbestehen bei Perennibranchiaten, bei welchen das letzte Branchiale verloren geht (Proteus, Menobranchus). Unter den als Derotremen bezeichneten Formen bleiben auch bei Amphiuma noch vier Bogen, zwei bei Cryptobranchus (Fig. 279).

Fig. 279.



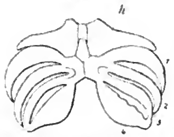
Zungenbeinapparat von Cryptobranchus japonicus. *h* Zungenbeinbogen. *1, 2* Kiemenbogen.

Den Salamandrinen wird durch Schwinden des Hypohyale eine Lösung des Hyoid zu Theil, welches nur ligamentös mit dem an Volum reducirten Basihyale sich verbindet. An das letztere fügen sich noch die beiden schon bei den Larven bestehenden Hypobranchialia, von welchen das erstere meist eine bedeutendere Ausbildung gewinnt, wie ihm denn auch noch

ein gleichfalls verknöcherter Rest des 1. Ceratobranchiale verbunden bleibt. Auch von dem zweiten Copulastück erhält sich, wo es besteht, in der Regel ein Rudiment, das verknöcherte distale Ende (Os thyreoideum, v. SIEBOLD).

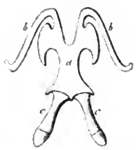
Die *Anuren* sind während des Larvenzustandes durch den Besitz von vier Branchialbogen in einem mit den Urodelen übereinstimmenden Verhalten. Aber diese Bogen sind enger zusammengerückt, in Anpassung an die Leibesform der Thiere. Auch an der kurzen Copula äußert sich dieses. Sie nimmt auch das knorpelige Ceratohyale auf, und zwar zum größeren Theile, darf aber desshalb noch nicht als Basihyoid gedeutet werden, da sie vielmehr auch einem Basibranchiale entspricht. Bei manchen Fröschen mit bedeutender ausgebildeter einheitlicher Copula (R. virescens COPE) wird das begründbar. Ich erblicke daher in jener Copula einen Rückgang auf einen primitiven indifferenten Zustand, wie er auch an den angegliederten knorpeligen Branchialia besteht. Diese sind jederseits dorsal und ventral unter einander in Verbindung, und das ventrale Verbindungsstück (Hypobranchiale) schließt sich an die Copula, welche bei bedeutenderer Rückbildung auch einen directen Zusammenschluss der beiderseitigen Hypobranchialknorpel gestattet. Wie darin eine weitere Entfernung vom Urodelenzustande sich ausdrückt, so ist eine solche am vierten Kiemenbogen zu erkennen, welcher im Gegensatze zu den Urodelen oft mächtiger als die anderen sich darstellt. Seine mediale Fläche lagert dem Herzbeutel an. Der vierte Bogen ist also nicht reducirt und trägt auch noch einen Kiemenbesatz (innere Kieme), welcher freilich einen secundären Zustand vorstellt. Dadurch tritt die meist bedeutende Ausbildung dieses Bogens (vergl. Fig. 281) gleichfalls als etwas Secundäres hervor, als eine an den Anurenzustand und die Entstehung innerer Kiemen geknüpfte Erwerbung.

Fig. 280.



Zungenbein und Kiemenbogen von einer Froschlarve. *h* Hyoid. *1—4* Kiemenbogen. (Nach F. E. SCHULZE.)

Fig. 281.



Zungenbein von Bufo cinereus. *a* Zungenbeinkörper (Copula). *b* Hörner des Zungenbeins (Ceratohyale). *c* Columella. (Nach DUGÈS.)

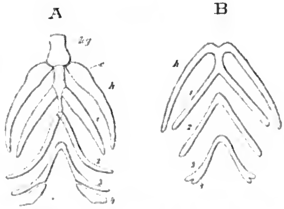
Mit der Beendigung des Larvenstadiums erfolgt für den größten Theil des Kiemengerüstes eine Rückbildung. Das Ceratohyale erhält sich knorpelig weiter, in directem Zusammenhange mit der Copula, welche mit den Hypobranchialia in eine breite, lateral Fortsätze aussendende Platte umgewandelt wird (Fig. 281 *a*). Hinten setzt sich jederseits an die Platte ein theilweise ossificirtes Stück an (Columella; *c*), welches aus dem Hypobranchialabschnitte der vier Kiemenbogen entstand, somit eine *neue Bildung* vorstellt. Medial umfassen beide Columellae die Stimmlade, welche dadurch eine Befestigung erhält. Die Ausbildung der Columellae knüpft somit an die Stimmlade an, durch deren Entfaltung ein Theil der Differenzirung des Hyoids der Anuren beherrscht wird.

Wie die Entstehung dieses ansehnlichen Zungenbeins mit der Ausbildung der

Zunge (durch Abgabe von Ursprungsstellen für Muskulatur) in Connex steht, lehren andererseits auch die Aglossa, bei denen nur ein sehr kleiner medianer Theil und zwei laterale, den Columellae entsprechende Stücke, vorhanden sind (Pipa, Xenopus), also nur die Beziehungen zur Stimmlade besitzenden Theile.

Bedeutende Eigenthümlichkeiten geben sich bei den *Gymnophionen* kund, obwohl die Grundzüge sich nur wenig vom Kiemengerüst der Urodelen entfernen. Einmal verweist uns ein vorderes Copularstück (*hg*) auf die Fische, indem es dem Entoglossale entspricht. Dann wieder tritt das 4. Branchiale (Fig. 282 *A*) als eine breitere Knorpelplatte auf, obschon sie nie eine Kieme trägt, ist also gewiss zu einer anderen Function gelangt. Auch nach der Verwandlung ergeben sich Eigenheiten in der Art der Differenzirung des Ganzen (*B*). Einen einheitlichen Abschnitt bildet das Ceratohyale mit dem 1. Branchiale, während das 3. und 4. Branchiale jedes mit dem anderseitigen sich verbindet und die rudimentär gewordene Platte des 4. Branchiale dem 3. sich anschließt. *Es sind somit 2 Gruppen entstanden, in mehr oder minder gleichem Verhalten der Theile: eine vordere Gruppe, in welcher eine Copula fortbesteht, und eine hintere, die durch mediane Verschmelzung der entsprechenden Bogen sich auszeichnet.* Alle diese Punkte sind von Wichtigkeit für die Erklärung resp. Ableitung von Zuständen, denen wir bei Säugethieren wieder begegnen.

Fig. 282.



Kiemenbogen von Ichthyophis glutinosa. *A* von der Larve. *B* vom ausgebildeten Zustande. *h* Hyoid. *hg*, *c* Copulae. (Nach SARASIN).

Von dem ursprünglichen Kiemenskelet findet somit bei den Amphibien ein Theil auch noch später die Kiemenathmung überdauernde Function. Da Muskulatur der Zunge zu ihm Beziehungen besitzt, trägt der Complex den Namen des *Zungenbeins*. Allgemein sehen wir den Hyoidbogen der Fische daran betheiligt, aber auch noch vom 1. Kiemenbogen schließt sich ein Stück ihm an (Urodelen), während zwei fernere Bogen, dahinter liegend, im Zusammenhang mit dem ersten sich forterhalten können (Gymnophionen). Die ersten Bogen bilden dann die *Hörner* des Zungenbeins, dessen *Körper* die Copula vorstellt.

Meine Deutung der *Cartilago lateralis* als eines 5. Branchiale wird auch durch das Verhalten der Muskulatur gestützt. Der Knorpel ist mit dem 4. Kiemenbogen durch dieselbe Muskelschicht in Zusammenhang, wie sie auch sonst interbranchial existirt. Der Einwand, dass bei der Anlage der Kiemenbogen kein fünfter gebildet werde, wird durch die Thatsache hinfällig, dass ja auch bei den Fischen kein solcher Bogen äußerlich unterscheidbar ist, durch eine Spalte auch in distaler Abgrenzung. Und doch ist darüber kein Zweifel, dass ein 5. Bogen als *Skelettheil* existirt. Siehe Ausführlicheres hierüber in meiner Schrift: Die Epiglottis. S. 59 ff.

In der Beschreibung der knorpeligen Kiemenbogen werden gewöhnlich die

einzelnen Strecken mit jenen Bezeichnungen belegt, wie sie den differenzirteren Theilen des Kiemengerüstes der Fische zukommen. Es scheint mir verwirrend, für Theile, welche ohne bestimmte Abgrenzung, also noch in indifferentem Zustande bestehen, bestimmte, weil einen Sonderungszustand voraussetzende Namen zu geben. Ebenso wenn man, wie W. K. PARKER, einen Abschnitt als Ceratobranchiale bezeichnet, gleichviel ob er ein Epibranchiale trägt oder nicht, d. h. ob er dorsal noch mit einem Gliede versehen ist oder frei endet. Im ersten Falle ist es ja nichts weniger als sicher, dass der als Epibranchiale bezeichnete Theil ein von außen her neu hinzugekommener ist, vielmehr bestehen gewichtige Gründe für die Annahme, dass das dorsale Stück eine Abgliederung von dem als Ceratobranchiale bezeichneten sei. Dann ist aber das letztere nicht dem gleichnamigen in dem Falle homolog, wenn kein Epibranchiale vorhanden ist, dieses vielmehr noch im Ceratobranchiale steckt. Und warum sollte nicht das Epibranchiale der Amphibien ein Pharyngobranchiale sein, warum könnte nicht das Epibranchiale diesem und dem Ceratobranchiale zusammen entsprechen? Ich rege diese Verhältnisse an, weil man flüssige Dinge nicht mit starren Bezeichnungen versehen darf, wenn man der Confusion nicht die Thür öffnen will. Ich muss daher den Gebrauch indifferenter Benennungen für zweckentsprechender halten und habe sie vermieden, wo sie nicht nöthig waren. Desshalb habe ich nur vom Begriffe der Hypobranchialia Gebrauch gemacht, wo diese Theile entweder wirklich gesondert sind (1. und 2. Kiemenbogen von Urodelen), oder wo kein Zweifel an der Deutung bestehen kann (Anuren).

Über das Kiemenskelet s. RATHKE (op. cit.). DUGÈS (op. cit.). HYRTL, Cryptobranchus. R. WIEDERSHEIM (l. c.). W. K. PARKER, Philos. Transact. Vol. 161. 1871. Ibidem. Vol. 167. p. I. 1877. A. GOETTE, Unke. E. D. COPE, The Batrachia of North-America. 1889. NAUE, Zeitschr. f. Naturwiss. Halle. 1890. FR. E. SCHULZE, Über d. inn. Kiemen der Batrachierlarven. II. Mitth. Abh. d. Berl. Acad. 1892. F. WALTHER. Das Visceralskelet und seine Muskulatur bei den einheimischen Amphibien u. Reptilien. Jen. Zeitschr. Bd. XXI. E. GAUPP, Beitr. z. Morphol. des Schädels. Morph. Arbeiten. III.

§ 132.

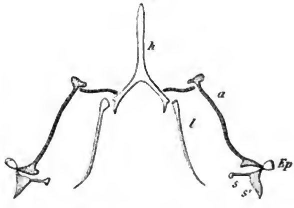
Der bei den Amphibien aus dem Kiemenskelet entstandene Zungenbeinapparat bewegt seine Zustände bei den Sauropsiden in etwas engeren Grenzen, da von dem gesammten Visceralskelet, wie es bis jetzt den Anschein hat, nur der bleibende Theil zur Anlage gelangt. Das steht damit im Zusammenhange, dass auch nur vorübergehend keine Kiemen mehr auftreten. Die Ontogenese bringt also auch hier nichts, was der Organismus nicht für seinen definitiven Zustand bedarf und erscheint nicht mit Zeugnissen für dessen Vergangenheit belastet.

Für das Zungenbein sind zwei bis drei Bogen in Verwendung, der erste davon oder der eigentliche Hyoidbogen liefert dem Gehörorgan, wie schon bei den Amphibien, einen Skeletttheil, die Columella (Fig. 283 *s*) oder den Stapes, und indem der Bogen mit diesem Theile bei manchen Reptilien noch in directem Zusammenhange oder doch im Anschlusse steht, wird hier jene wichtige Thatsache erwiesen. Der Bogen gliedert sich dabei in zwei Abschnitte, deren jeder wieder in zwei zerfällt, der proximale lässt das Gehörknöchelchen mit seinem Knorpelstück entstehen (Fig. 283 *s*, *s'*) und aus dem distalen gehen wieder zwei Gliedstücke hervor, deren letztes an die Copula anschließt (Lacertilier, Sphenodon). In anderen Abtheilungen

bleibt der Zusammenhang der Gehörknöchelchen mit dem Bogen nicht mehr erhalten.

Der erste Bogen erhält sich aber bei den *Lacertiliern* im Ansehen, sowohl durch seine stete Zweigliedrigkeit, als durch mancherlei Auszeichnungen mit Fortsatzbildungen oder Krümmungen, auch Verdickungen (vergl. Figg. 283, 284). Ein zweiter Bogen ist auch noch bei vielen zweigliedrig, aber er ist im Allgemeinen kürzer, bei Ascaloboten nur durch ein einziges Stück (*l*) vertreten. Hinsichtlich eines dritten Bogens können Bedenken bestehen, da ein solches Stück als Fortsatz der Copula sich darstellt. Indem wir einen solchen nur bei wenigen fehlen sehen (Monitor, Ascalaboten) oder zuweilen doch eine Andeutung antreffen, dürfte der fragliche Fortsatz vielleicht von einem Bogen abzuleiten sein. Sein Abgang von der Copula wird durch deren Breite bestimmt, wobei die beiderseitigen einander parallele Richtung zeigen. Die Copula (Basihyale) erscheint in der Regel in die Quere entfaltet als ein schmales Stück von wechselndem Umfang, dem die Bogen seitlich angefügt sind. Allgemein besteht ein medianer Fortsatz nach vorn (Fig. 283 *h*) (sehr lang bei Chamaeleo) gegen die Zunge, in welche er sich erstrecken kann. Jedenfalls ist er aus Beziehungen zur Zungenmuskulatur entsprungen.

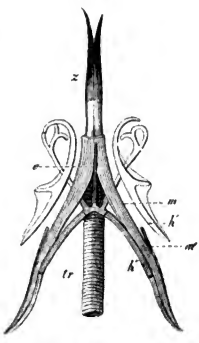
Fig. 283.



Zungenbein von Platydactylus mauritanicus. *s*, *s*[1] Stapes. *a*, *l* Bogentheile. *h* Copula. *Ep* Processus paroticus (vom Cranium abgeschnitten). (Nach FICALBI.)

Die *Rhynchocephalen* bieten ein den Lacertiliern ganz ähnliches Verhalten, aber die ventralen Theile erscheinen massiver, besonders das Basihyale, welches bei dem von mir untersuchten Exemplare nur den zweiten eingliedrigen Bogen angegliedert besitzt, während der erste wie die anderen Fortsätze, continuirlich in den Copulaknorpel übergeht. Man sieht daraus, dass die oben berührte Frage: ob bloßer Fortsatz oder Bogen, nicht so leicht zu entscheiden ist, zumal die Continuität auf die Dauer eines ursprünglichen Verhaltens gedeutet werden kann. Jedenfalls wiederholt sich ein solches in dem Knorpelbefunde des gesammten Hyoids.

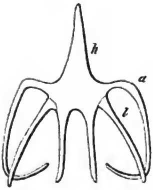
Fig. 284.



Zungenbein von Monitor, ventrale Ansicht. *z* Zunge. *e* Kehlkopf. *tr* Luftröhre. *m*, *m'* Muskeln. *h'* erster, *h''* zweiter Bogen.

Durch die bei manchen Lacertiliern bestehenden Reductionen, besonders des Basihyale (Ascalaboten), werden Zustände vermittelt, welche bei den Schlangen bestehen. Der Apparat ist hier nur noch in seltenen Fällen in Ausbildung, mit einem Körper und Hörnern versehen. Er besteht bei den meisten Eurystomata aus einem schmalen Knorpelbogen, welcher median mit dem anderseitigen verschmolzen ist, und sein distales Ende oft weit neben dem Schlund herab sich erstrecken lässt. In ähnlichen Reductionen findet er sich auch bei den Angiostomen.

Fig. 285.

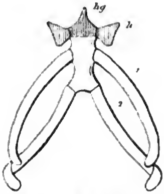


Zungenbein von Sphenodon punctatum. *h* Copula. *a* Hyoidbogen. *b* 1. Kiemenbogen.

Abseits von diesen Verhältnissen steht der Hyoidapparat der Crocodile, deren stark vergrößerte schildförmige Copula eine ventral convexe Knorpelplatte vorstellt. Am Seitenrande trägt sie zwei kurze Hörner, welche meist als hintere bezeichnet werden. Ob sie aus dem Hyoidbogen oder dem ersten Branchialbogen stammen, ist ungewiss.

In der Gestaltung des Hyoid bieten sich bei den Schildkröten manche Anschlüsse an Sphenodon und die Saurier, vor Allem an dem zum Theil knorpelig bleibenden Körper, welcher gleichfalls vorn in einen medianen Fortsatz sich auszieht. Drei Paare lateraler Theile finden daran Verbindung. Ein vorderes Paar (*h*) fehlt zuweilen (Testudo) oder ist nur angedeutet, während es bei Anderen deutlich abgegliedert (Chelonier, Chelydra) oder sogar selbständig ossificirt ist (Trionyx). Ein zweites Bogenpaar (*1*), das constanteste, und in der Regel ansehnlichste ist immer ossificirt. Ich vergleiche es einem ersten Kiemenbogen, während das dritte Paar (*2*), mehr dem Hinterrande angefügt, zuweilen ganz oder zum Theil knorpelig bleibt und dem zweiten Branchialbogen zugerechnet wird. Wenn sich ontogenetisch erweisen sollte, dass der Hyoidbogen rückgebildet sei bis auf den in jenem ersten Fortsatze erhaltenen Rest, so ergäbe sich für diese Deutung Gewissheit und die Bestätigung eines engeren Zusammenschlusses des Hyoidapparates bei Reptilien. Das letzte, bei den Schildkröten abgegliederte Bogenpaar hat nur in dem bei Lacertiliern und bei Sphenodon aus dem Hyoidkörper entspringenden Fortsatzpaar sein Homologon.

Fig. 286.

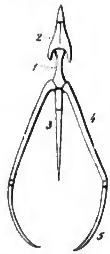


Zungenbein von Chelydra serpentina. Der Knorpel ist schraffirt. *hg* Hyoidcopula. *h* Hyoid. *1*, *2* Kiemenbogen.

Für diese Auffassung tritt auch die letzte Abtheilung der Sauropsiden, die der Vögel, ein. Hier besteht in der That eine Rückbildung des Hyoidbogens, von welchem nur unbedeutende Reste sich in frühen Zuständen an die Copula (Fig. 287 *1*) fügend zu treffen sind. Sie schließen sich hier einem Entoglossale (*2*) an, welches dem bei Reptilien (Sphenodon und Eidechsen) (Fig. 285 *h*) von dem Hyoidkörper

ausgehenden Fortsatze entsprechen dürfte. Der erste Branchialbogen tritt dagegen in die Function des Hyoidbogens und bildet ein allgemein in zwei (4, 5), selten in mehr Abschnitte (Fig. 287) gegliedertes »Zungenbeinhorn« von oft bedeutender Länge. In der Regel entsendet die Hyoidcopula (1) noch einen medianen Fortsatz nach hinten (3), dessen Deutung wir unbestimmt lassen, wenn auch die Art seiner Verknöcherung für seine Selbständigkeit sprechen könnte.

Fig. 287.



Zungenbein des Haushuhns. (S. Text.)

Im Hyoidapparate der Sauropsiden besteht somit bezüglich der aus Bogen entstandenen Theile eine ziemliche Mannigfaltigkeit. Nur Hatteria (Sphenodon) und die Lacertilier besitzen den Hyoidbogen vollständig, ein Rudiment davon Schildkröten und Vögel, bei letzteren nur in der knorpeligen Anlage erkennbar. Der 1. Branchialbogen ist allgemein vorhanden, bei Lacertiliern zuweilen, bei Schildkröten stets in einem einzigen Gliede, bei Vögeln aus zweien bestehend. Der 2. Branchialbogen ist bei Schildkröten ausgebildet, bei Sphenodon und den meisten Lacertiliern mit der Copula in Concrescenz. Manchen Sauriern und den Vögeln fehlt er. Dem Körper des Hyoid, auch wenn es einheitlich ist, wird die Bedeutung mindestens zweier Copulae (Basihyale und eines Basibranchiale) zuzuschreiben sein, wenn wir die Frage, ob der vorderste mediane ein in Concrescenz befindliches Glossohyale vorstelle, als noch offen ansehen. Dem Apparate kommt aber eine *neue Function* zu, indem allgemein *bei den Sauropsiden der Larynx ihm auflagert*, und auch durch Muskulatur mit ihm in Connex steht. Dieses bei den Amphibien erst eingeleitete Verhalten ist hier zum vollen Ausdruck gelangt, und bildet eine typische Einrichtung, *in welcher eine neue Beziehung der Derivate des Kiemenskelets zu den Luftwegen ausgedrückt ist.* Der bei den Amphibien noch *hinter* dem Zungenbeinapparate gelegene Eingang, wie ihn der Larynx darstellt, hat hier, nach vorn gerückt, auf dem Hyoid Platz genommen, und damit nicht bloß dem letzteren eine neue Bedeutung verliehen, sondern auch für sich selbst wichtige Vortheile gewonnen.

Die Deutung der »Hörner« des Zungenbeins der Sauropsiden, wie sie oben gegeben wurde, gründet sich auf die Zusammenfassung aller Zustände, mit Ausnahme der Crocodile, die aus dem schon genannten Grunde außer Betracht bleiben müssen. Jene Deutung weicht von anderen ab (W. K. PARKER), welche das rudimentäre Stück des Hyoidbogens bei Schildkröten zwar richtig als Hypohyale auffassen, aber das »Ceratohyale« im zweiten Horn sehen, ohne dass eine solche völlige Trennung des Hyoidbogens in *zwei* je für sich an die Copula tretende Theile irgendwo erwiesen wäre. Es ist von PARKER auch gar nicht versucht worden, die Genese seines »Ceratohyale« im embryonalen Zungenbeinbogen darzuthun.

Die Ossification des Hyoidkörpers, wie ich den Copularcomplex nennen will, bietet bei Schildkröten sehr verschiedene Zustände. Es kommt bis zu drei Paaren von Knochen (Trionyx, Chelys). Ich lasse aber dahingestellt, ob diese drei Copulae entsprechen.

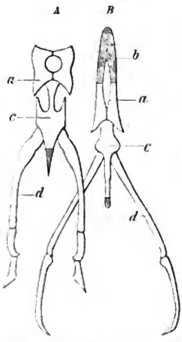
Mit dem proximalen Ende des zweiten Zungenbeinhornes steht bei manchen

Sauriern (Lacerta, Scincus) eine gekrümmte Knorpelspange in Verbindung, welche anfänglich eine isolirte Lage besitzt. Ob sie dem zweiten Kiemenbogen angehört, ist nicht sichergestellt, wenn auch der mit dem ersten erworbene Zusammenhang nicht als Gegengrund verwerthet werden kann. Das dritte, von einem zweiten Kiemenbogen abzuleitende Horn bietet, außer seinem Fehlen bei manchen Abtheilungen der Lacertilier, sowohl in seiner Länge als in der Richtung seines Verlaufes ziemliche Differenzen. Bei Lacerta divergirt es, gleich den anderen Hörnern, während es bei anderen mit dem anderseitigen parallel verläuft. Die beiderseitigen sind bei manchen Agamen (Iguana, Lophura) dicht an einander geschlossen und bedeutend verlängert. Sie verlaufen terminal im Integument, und zwar in die fälschlich als »Kehlsack« bezeichnete Hautfalte, welche sie bei gewissen Bewegungen des Zungenbeins spannen und, dadurch das Aussehen des Thieres verändernd, wohl als Schreckmittel wirken. Jedenfalls steht die ganz beträchtliche Verlängerung jener Skelettheile mit der Ausbildung der Kehlfalte in engem Connex.

Die continuirliche Verbindung dieses dritten Hörnerpaares mit der Copula des Hyoid könnte in jenem eine Fortsatzbildung erblicken lassen, die der Beziehung zu Kiemenbogen entbehrte. Aus der Thatsache des Verschmolzenseins mit der Copula, wie sie schon in früheren Zuständen besteht (W. K. Parker[1]), ist aber jene Folgerung nicht zu begründen, denn es ist anzunehmen, dass die Copulae selbst keine ursprünglich discreten Skelettheile sind, wie ja auch bei Amphibien eine solche Continuität nichts Seltenes ist. Auch bei Schildkröten treten die homodynamen Theile als Fortsätze der Copula auf. Es liegt also darin vielmehr ein primitiveres Verhalten geborgen, als in der Abgliederung auftritt.

Über das Hyoid der Reptilien siehe die für das Skeletsystem citirten Monographien; ferner Alessandrini, De testudinum lingua atque osse hyoideo. Nov. Comment. Bonon. T. I. 1834.

Fig. 288.



Zungenbein: *A* von Psittacus, *B* von Haliaëtus. (Nach Giebel.) (S. Text.)

Die Gleichförmigkeit des Aufbaues des Zungenbeins der *Vögel* empfängt einen bedeutenden Reichthum von Modificationen, welche vorzüglich die medianen Theile betreffen und aus Anpassungen an die in viel mannigfacheren Verhältnissen sich darstellende Zunge hervorgegangen sind. Es giebt sich auch hierin wieder die Bedeutung der Variation zu erkennen, die an den gleichen Theilen sehr verschiedene Zustände producirt. Schon am Basihyale (Fig. 288 *A*, *B*, *c*) bestehen solche und sprechen sich am meisten am distalen Fortsatze aus, dessen selten verbreitertes Ende meist knorpelig bleibt. Mehr ist der vordere Theil modificirt, der, in die Zunge selbst eintretend, aus dem Glossohyale und den damit verschmolzenen Resten des Hyoidbogens (Hypohyale) hervorging (*a*). Sehr häufig ist dieses »Os entoglossum« von einer Öffnung durchsetzt (Fig. 288) und in der Regel ist der terminale Abschnitt knorpelig (*b*). Diese Durchbrechung ist nicht ohne Bedeutung; sie zeigt diesen Theil in zwei Hälften, wie er sich ja in der That aus zwei, Hyoidbogenreste repräsentirenden Stücken ontogenetisch angelegt darstellt. Eine eigenthümliche Gestaltung bietet sich bei den Papageien dar (Fig. 288 *A*). Auch das einzige ausgebildete »Hörnerpaar« (*d*) tritt in mancherlei, vorzüglich seine Länge betreffenden Befunden auf. Das fein auslaufende freie Ende bleibt meist knorpelig. Sehr bedeutend

verlängert sind die Hörner bei Trochiliden und Spechten, bei denen sie im Bogen um das Cranium herum verlaufen, um, von oben her gegen den Oberkiefer gelangt, in einer Grube zu endigen, eine Einrichtung, die mit der außerordentlichen Protractilität der Zunge dieser Vögel im Zusammenhang steht.

Über das Zungenbein der Vögel s. GIEBEL, Zeitschr. f. die ges. Naturwissensch. Bd. XI. S. 38.

Neue Gestaltungen.

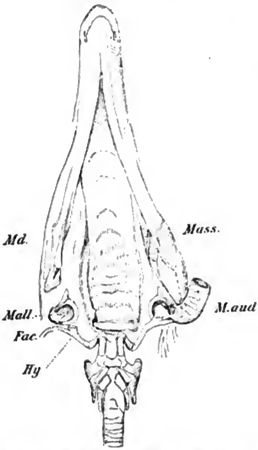
§ 133.

Mit den **Säugethieren** beginnt eine neue Ordnung der aus dem Kiemenskelet sich erhaltenden Theile. Obgleich nur eine Minderzahl von Kiementaschen und Spalten zur Anlage gelangt, und vier Bogen des Visceralskelets äußerlich wahrnehmbar werden, bilden sich nicht nur in diesen Skelettheile aus, sondern es kommen noch Skeletgebilde zum Vorschein, welche, wieder in zeitlicher Verschiebung, erst nach dem Verschwinden der auch äußerlich unterscheidbaren Bogen entstehen. Die vom 5. Kiemenbogen (dem 7. des gesammten Visceralskelets) schon bei den Amphibien erworbene Beziehung zu *den Luftwegen* hat ihn hier, wie schon bei den Sauropsiden, den anderen Theilen des Kiemenskelets völlig entfremdet, und zur Auflösung in vielerlei einzelne Stücke gebracht, die Stützgebilde der Luftwege. Auch vom vorhergehenden Bogen kommt ein paariges Stück, welches bei den Gymnophionen eine etwas verbreiterte Platte vorstellte (Fig. 282 *A 4*), erst spät zur Anlage, wie es auch erst spät eine neue Function erlangt hat. Bei den Amphibien liegt es noch dem Kiemenskelet an, bildet einen Bestandtheil desselben, bei den Säugethieren wird es zum *Skelet der Epiglottis*. Der lange, die Sauropsiden umgehende Weg von Amphibien zu Säugethieren, auf welchen uns vermittelnde Zustände nicht mehr erhalten sind, lässt die Differenz jener Skelettheile in ihrem Ausgangs- und Endpunkte begreifen. Mehr als diese bei einem anderen Organsystem (s. beim Darmsystem, Luftwege) zu behandelnden Rudimente von Kiemenbogen, erfordern die anderen hier ein näheres Eingehen. Die vom Hyoidbogen bei Amphibien und Sauropsiden erfolgte Abgliederung eines obersten Stückes bleibt auch bei den Säugethieren im Dienste des Gehörorgans und gesellt sich zu neuen Sonderungen, welche der Kieferbogen liefert. So gestaltet sich *aus zwei primären Kiemenbogen* der Apparat der *Gehörknöchelchen*, über welche beim Gehörorgan berichtet wird.

Der Zungenbeinbogen der Säugethiere bietet aber auch noch den Ausgang anderer neuer Gestaltungen, welche gleichfalls am Gehörapparat, und zwar am äußeren Ohre zum Ausdruck kommen. Das hat sich nach den Forschungen G. RUGE's bei den *Monotremen* erhalten, der Hyoidbogen ist in drei fast rechtwinkelig zu einander sich verhaltende Stücke gegliedert (Fig. 289 *Hy*), von welchen das proximale schlank zum Cranium sich fortsetzt. In der Nähe des Tympanicum spaltet sich der Hyoidknorpel und der wohl dem Processus styloides der höheren Säugethiere entsprechende Ast tritt zur Austrittsstelle des Facialis, indess der andere *in eine das Trommelfell ziemlich nahe überlagernde, an das Tympanicum angeschlossene Knorpelplatte sich fortsetzt, welche der Anfang des äußeren Gehörganges ist*

(Fig. 289 links). Daraus bildet dann der Knorpel des äußeren Ohres die continuirliche Fortsetzung. Von diesen bei Echidna bestehenden Verhältnissen, sind jene von Ornithorhynchus etwas verschieden, aber nicht so sehr, dass nicht die wesentlichen Punkte mit Echidna im Einklange ständen.

Fig. 289.



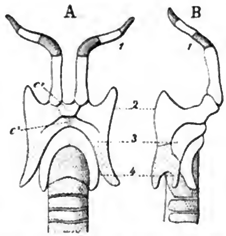
Ventrale Ansicht des Schädels von Echidna. 2/3. Rechts ist der Zusammenhang des Hyoidbogens (*Hy*) mit dem knorpeligen Gehörgang dargestellt; links ist der letztere entfernt, um das Tympanicum, die Membrana tympan. und den Hammer (*Mall*) erkennen zu lassen. Zwischen dem Unterkiefer (*Md*) und dem Larynx wird der Gaumen mit seinen Papillenbildungen sichtbar. *Mass* Masseter. *Fac* N. facialis. (Nach G. Ruge.)

Die ersten Anfänge dieses Zustandes werden in einer dem Tympanicum sich angeschlossenen Verbreiterung jenes Hyoidknorpels bestanden haben, woraus allmählich der knorpelige äußere Gehörgang entstand. Von dem Schicksale des Endabschnittes des Hyoidbogens ist bei den übrigen Säugethieren keine Beziehung zur Genese des Gehörganges bekannt, der Knorpel scheint sich hier eine selbständige Entstehung erworben zu haben, wie dies ja auch bei anderen Abkömmlingen des Visceralskelets der Fall ist. Das bildet natürlich keinen Grund gegen den phylogenetischen Vorgang, welcher beim Hyoidknorpel anhebt.

Außer dem Hyoidbogen fallen nun noch drei Bogen, welche bei Amphibien Branchialbogen waren, in den Kreis der vergleichenden Betrachtung, welche wir mit den Einrichtungen bei den promammalen *Monotremen* beginnen. Am freien Hyoidbogen erhält sich in der Regel die schon erwähnte Gliederung. Sie zeigt sich meist in drei mehr oder minder verknöcherten Abschnitten, davon der unterste mit der Copula sich verbindet. An diese schließt sich auch ein immer nur *aus einem Theile* bestehender Abschnitt des 1. Kiemenbogens, welcher sich distal mit einem aus dem 2. Kiemenbogen stammenden Stück verschmolzen zeigt, während dieser mit dem etwas undeutlichen Reste einer zweiten Copula hinter der ersten in Zusammenhang tritt. Noch ein Bogenstück folgt darauf, dorsal etwas über das obere geschoben. Seine seitlichen Fortsätze legen sich an die Seite des Kehlkopfes, welcher sich auf den Complex dieser Theile von hinten her aufgelagert hat (Fig. 290 *A*, *B*, *2*). Es sind somit vier Bogen des Kiemenskelets unter einander in engeren Anschluss gekommen und stellen einen einheitlichen Complex vor, den *Zungenbeinapparat*. In diesem behält der erste Bogen die ihm von Amphibien her ererbte Besonderheit, im Gegensatze zu den übrigen drei. Der 2. und 3. besitzen in ihrer distalen Verschmelzung etwas Eigenes und im 4. kommt Ähnliches in der

Beziehung zum Larynx zum Ausdruck (Fig. 290). Die ventrale Concrescenz von Bogenstücken, wie sie am 4., auch am 3., wenn auch hier noch mittels einer erkennbaren Copula, besteht, hatte bereits unter den Amphibien bei Gymnophionen einen Vorläufer.

Fig. 290.

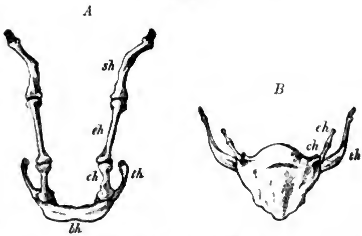


Zungenbeinapparat und Kehlkopf mit dem Anfange der Luftröhre von Ornithorhynchus. *A* von vorn, *B* von der rechten Seite. *1* Hyoidbogen. c^1, c^2 Copula. *2* erster, *3* zweiter, *4* dritter Kiemenbogen.

Bei den echten Säugethieren löst sich jener Complex in zwei Gruppen auf, wie wir solches gleichfalls bei Gymnophionen in Ausführung trafen (vergl. Fig. 290). Der Hyoidbogen mit dem ersten Kiemenbogenreste bildet als vordere Gruppe das *Zungenbein*, während die beiden hinteren Bogen unter einander in Concrescenz übergehen und den *Schildknorpel* (das *Thyreoid*) darstellen. Dessen primitive Trennung erhält sich in den Ausläufern, welche man als »Hörner« des Thyreoid bezeichnet, auch noch in manchen anderen Verhältnissen, aber *der umgeformte Skelettheil fällt dem Kehlkopfe zu*, zu welchem er schon bei Monotremen enge Beziehungen, vorzüglich durch Muskulatur, gewonnen hatte. Lösen wir das Hyoid aus seinem Thyreoidzusammenhange, so zeigt es schon bei Monotremen die bei den übrigen Säugethieren herrschenden Befunde (Fig. 291).

Somit gehen von den vier bei Monotremen im Hyoidapparat mit einander verbundenen Theilen von Kiemenbogen nur zwei ins Hyoid der echten Mammalia über. Die alte Verbindung mit den zum Thyreoid gewordenen Bogen erhält sich aber noch lange fort oder geht vielmehr gar nicht völlig verloren. Bei Beutelthieren, Prosimiern, ja auch bei vielen anderen liegt der Körper des Zungenbeins dicht am Thyreoid. Wo er sich später aus dieser Lage entfernt, kann man ihn beim Embryo noch in derselben Lage antreffen, auch beim Menschen. Der continuirliche Knorpelzusammenhang zwischen dem hinteren Horn des Zungenbeins und dem vorderen »Horn« des Thyreoid bleibt noch bei Carnivoren (z. B. Canis, Meles). Die knorpelige Brücke ist aber hier schon etwas länger und schmaler

Fig. 291.



Zungenbein: *A* von Canis familiaris. *B* von Lagothrix Humboldtii. *bh* Basihyale. *ch* Ceratohyale. *eh* Epihyale. *th* Thyreohyale. *sh* Stylohyale. (Nach W. FLOWER.)

geworden. Sie ist beim Menschen auf einen Bandstrang reducirt, in welchem in der Regel noch ein Knorpelrest (Corpusculum triticeum) vorkommt.

Die dem Zungenbein überkommenen Bestandtheile erfahren zwar mannigfache, aber doch nicht sehr erhebliche Umgestaltungen, so dass in allen Veränderungen die Theile in ihren gegenseitigen Beziehungen leicht zu bestimmen sind. Der Körper bildet ein bei den Beutelthieren schmaleres, bei Carnivoren, Pinnipediern u. a. mehr in die Quere gezogenes Stück, welches bei Quadrumanen manche Anpassungen eingeht. Der Hyoidbogen (vorderes Horn des Zungenbeins) bietet die bedeutendsten Verschiedenheiten. Sein Verbindungsstück, fast allgemein ossificirt, ist sehr groß bei Beutelthieren, während die anderen Abschnitte knorpelig bleiben oder ligamentös verändert sind. Bei Prosimiern sind alle Stücke ziemlich gleichmäßig, das letzte meist verjüngt auslaufend. Bei Affen ist das erste immer unansehnlich oder ligamentös wie die übrigen Strecken (Mycetes). Es setzt sich in ein das Mittelstück vertretendes Band fort, durch welches es sich mit dem oberen Stücke verbindet. Letzteres ist mit dem Petrosum des Schädels in Zusammenhang, mit welchem es beim Menschen als *Processus styloides* (Stylohyale) verschmilzt. In einer anderen Reihe besteht eine Ausbildung des Verbindungsstückes mit dem Schädel zu einem bedeutenden Knochen (Ungulaten).

Während bei den *Monotremen* der proximale Abschnitt des Hyoidbogens wenigstens in so weit klar liegt, als die Beziehung zum Ohrknorpel erkannt werden konnte, ist diese bei den übrigen Mammaliern nicht mehr zu ersehen, wir haben aber Grund zur Annahme, dass auch hier die gleiche Leistung vom Hyoidbogen vollzogen ward. Das Verschwinden dieses Zusammenhanges scheint mit Vorgängen in Verbindung zu stehen, welche einen knorpeligen Abschnitt des Hyoidbogens in das Petrosum aufnehmen lassen, worüber erst theilweise Kunde uns vorliegt.

Dem zweiten Bogen werden mindere Modificationen zu Theil, da das ihn darstellende Stück (Thyreohyale) in seinen terminalen Zusammenhang mit dem Thyreoid eine Schranke besitzt. Nicht selten synostosirt es mit dem Körper.

Von den Anpassungen, welche das Hyoid erfährt, sind die bei den Affen zu nennen, wo mit dem Kehlkopfe communicirende Luftsäcke, ihm angelagert, eine Concavität hervorriefen. Am weitesten geht die Veränderung bei Mycetes, wo der Zungenbeinkörper eine große rundliche Blase vorstellt.

Ein medianer Vorsprung am Körper (manche Wiederkäuer) ist zu einem bedeutenden Fortsatz ausgebildet (auch beim Pferd).

Einer genaueren Untersuchung bedarf die Schädelverbindung des Zungenbeins, für welche bis jetzt außer denen von G. Ruge für Monotremen und von Howes für andere nur sehr wenig präcise Angaben bestehen.

Über das Zungenbein s. außer Flower's Osteologie und den Monographien über Säugethiere die später beim Kehlkopf citirten Schriften. Bezüglich des Hyoidapparates der Monotremen: Gegenbaur, Epiglottis. S. 63.

Howes hält für wahrscheinlich, dass der Körper des Hyoid, das Basihyale, die Copulae von *zwei Kiemenbogen* repräsentire, und findet in der durch einen Knorpelrest gegebenen Trennung zwischen zwei Ossificationen (beim Kaninchen) eine Art von Bestätigung seiner Meinnng. Mir scheint, dass hier vor Allem ein Nachweis der postulirten zwei Kiemenbogen gegeben werden müsse, wozu in Wirklichkeit

kein Schritt geschehen ist. Sollte vielleicht die famose Deutung des Visceralskelets von Rochen (!), wobei man dazu kam, hier die eigentlichen primitiven Verhältnisse zu sehen, im Hintergrunde liegen?

Die Gliederung des Hyoidbogens, in der ein dem *Basihyale* angefügtes *Ceratohyale*, dann ein *Epihyale* folgt, wie diesem der Abschluss mit einem *Stylohyale* (vergl. Fig. 291), ist keineswegs allgemein gültig, indem hier bald das eine, bald das andere Stück fehlt. Das ergiebt sich schon innerhalb einzelner Abtheilungen, so bei Ungulaten, wo die Wiederkäuer alle drei besitzen, während den Einhufern das Epihyale fehlt. Man betrachtet es als ausgefallen. Nun ist aber das Stylohyale bei Monotremen sowie bei manchen Beutelthieren der Hyoidbogen vom Ceratohyale ab ungegliederter Knorpel, es fehlt also das Stylohyale, wenn auch das Material dazu vorhanden sein mag. Daraus ergiebt sich die Gliederung als keine allgemein reguläre, derart, dass sie durch die Vertebratenreihe liefe, vielmehr scheint sie vom Ceratohyale an erst bei Säugethieren erworben zu sein.

E. B. Howes, On the mammalian Hyoid etc. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. XXX. G. Ruge, Das Knorpelskelet des äußeren Ohres der Monotremen, ein Derivat des Hyoidbogens. Morph. Jahrb. Bd. XXV.

Rückblick auf das Kiemenskelet.

§ 134.

Das Kiemenskelet der Vertebraten zeigt in der langen Reihe seiner verschiedenen Zustände nicht bloß das Material, aus dem es sich aufbaut, sondern auch den Ort, an welchem dieses geschieht, von großer Bedeutung für die Leistungen, die sich mit ihm verknüpfen. Bei den *Acraniern* ist das Kiemenskelet das Product einer ectodermalen Abscheidung, welche stäbchenförmige Stützen liefert; dem niederen Zustande entspricht die Gleichartigkeit, welche an dieser Bildung in Allem herrscht, auch die Exclusivität der Function, welche nur dem Stützen der Kiemen dient.

Mit den *Cranioten* tritt zwar Knorpelgewebe als Baumaterial in Verwendung, aber bei den *Cyclostomen* hat dieser wichtige Fortschritt mit der Örtlichkeit, an der es erscheint, zugleich eine Beschränkung seiner Leistung empfangen. Das Knorpelgerüst besteht nur mehr äußerlich, und ist dadurch, wenn es sich auch zum Herzen begiebt, dem es eine Kapsel bildet, doch von directen Beziehungen zum Darmsystem abgeschlossen. Ein Theil der Cyclostomen entbehrt es.

Durch die Entstehung des Kiemenskeletes in größerer Nähe der Kopfdarmcavität treten bei den *Gnathostomen* schon sehr frühzeitig erworbene Sonderungsvorgänge auf. Der erste als Kiemen tragend nachweisbare Bogen tritt, wie beim Kopfskelet gezeigt ward, aus der ursprünglichen Bedeutung in neue Function. Diese gewann er als Kieferbogen durch die Beziehung zur Mundöffnung und damit zum Darmsystem. Die aus der neuen Leistung entspringende Umgestaltung beeinflusst auch den folgenden Bogen, welcher schon bei den Selachiern, obwohl er noch eine Kieme trägt, andere Verrichtungen übernimmt. Er wird mit seinem ventralen Abschnitt zum Hyoid. So haben zwei der Bogen directere functionelle Beziehungen zum Darmsystem erlangt. An den folgenden ergiebt sich mehr und mehr ein regressives Verhalten, welches am letzten am lebhaftesten sich ausspricht. Es hat

immer die Kieme verloren. Wie dieses, aber gewiss ebenso sehr die Nachbarschaft mit dem Herzen wie mit Organen des Rumpfes verändernd einwirkt, lehrt die Vergleichung jenes Bogens in seinen verschiedenen numerischen Werthen. Bei Heptanchus besitzt der 7. Kiemenbogen in der Hauptsache einfachere Veränderungen, wie bei Hexanchus der sechste, und der fünfte bei den pentanchen Haien. Es *ist also mit der Position des Bogens die Umgestaltung verknüpft,* sie kommt ihm von Seite seiner Umgebung. Bei *Ganoiden* und *Teleostei* bleibt die Bogenzahl auf fünf normirt; aber ebenso erhält sich die Reduction hinterer Bogen. Um diese, besonders am fünften, kommen mancherlei neue Einrichtungen zu Stande, und wenn auch alle Bogen an ihrer der Kopfdarmhöhle zugekehrten Seite durch Zahnbesatz und daraus hervorgegangene andere Bildungen die Leistungen jener Cavität unterstützen, so ist doch der fünfte, in der Regel auf ein Stück reducirt, viel allgemeiner im ausschließlichen Dienste der Bewältigung der Nahrung. Diese auch morphologisch ausgeprägte Veränderung wird eclatanter erscheinen, wenn man jenen Skelettheil mit dem homodynamen der Notidani zusammenstellt. Derselbe Skelettheil, der dort bei Heptanchus in seiner vollen Gliederung wie in der Beziehung zu Kiementaschen den vorhergehenden Bogen völlig gleich erscheint, ist hier zu einer einfachen Platte geworden (vergl. Fig. 271 *V* und Fig. 276 *5*), die, vielleicht auch durch mächtige Bezahnung, sich ganz fremdartig ausnimmt.

Die schon in großen Abtheilungen der Fische zur Norm gewordenen fünf Kiemenbogen haben die *Amphibien* ererbt, ebenso wie auch den Hyoidbogen. Aber der letzte Bogen ward dem Kiemenskelet noch fremder, als er es schon bei den meisten Fischen war. Er kommt erst spät zum Vorschein, als einfaches Knorpelstück, hinter dem 4. Bogen, mit dem er nur noch Muskelverbindung besitzt. Wie er aber schon bei Fischen dem Darmsystem diente, so tritt er hier ganz in dessen Dienste, indem er als »Cartilago lateralis« den Organen der Luftathmung Stützen liefert. Die Sonderung dieser Organe aus dem Ende des Kopfdarmes hat ihn zu neuen Leistungen in Anspruch genommen, und so beginnt für ihn von nun an eine bedeutungsvolle Laufbahn, die uns später beschäftigen wird. In anderer Art giebt wieder der Kopfdarm Anlass zu Sonderungen der Bogen. Durch die erste Kiementasche, welche den Spritzlochcanal der Selachier herstellt, wurden Beziehungen zur Labyrinthwand des Craniums erlangt, da wo noch bei den Notidaniden der Hyoidbogen Anschluss hatte. Diese Einrichtung tritt zur Schallleitung in Beziehung, und bei den Amphibien kommt es zur Abgliederung der Endstrecke des Hyoidbogens, die dann ein »*Gehörknöchelchen*« vorstellt. Es hat also auch hier die Kopfdarmhöhle indirect zu Umgestaltungen des Kiemenskelets geführt, und dazu war die erste Bedingung dessen innere Lage. An den anderen Bogen sind bei Urodelen Kiemen nur an dreien derselben, und auch von diesen ist einer fast ebenso reducirt wie der letzte, welchem bei Urodelen keine Kieme mehr zukommt. Wenn bei den Urodelen die beiden vorderen Bogen noch zweigliedrig sind, und nur die hinteren einfacher, kommt den Anuren für alle eine Vereinfachung zu und eine Zusammendrängung, als Wirkung der Anpassung an den verkürzten Körper. Die Dauer der Kiemenathmung erhält diesen Apparat bei den Perennibranchiaten, indess er bei den Caduci-

branchiaten so weit reducirt wird, als er nicht andere Leistungen übernommen hat. Diese werden ihm wiederum von Seite der Mundhöhle geboten. Die Entstehung einer muskulösen Zunge lässt den vorderen Abschnitt zum Theil als Befestigungsstelle des Bewegungsapparates der Zunge weiter bestehen, er bildet das *Zungenbein*, dem bei Urodelen im Wesentlichen zwei deutliche Bogenreste zugetheilt sind. In etwas anderer Weise, aber immer mit Erhaltung des Hyoidbogens, kommt das Zungenbein der Anuren zu Stande. Es übernimmt noch die Befestigung der den Urodelen fehlenden Stimmlade, wieder eines aus der Kopfdarmhöhle hervorgegangenen Organs, — und hat damit im Zusammenhang an seinem hinteren Abschnitt andere Einrichtungen erfahren.

Von den Amphibien laufen zwei Wege aus, auf welchen die Kiemenathmung keine Rolle mehr spielt, aber Skeletreste noch in verschiedenen Beziehungen sich forterhalten. Die Sauropsiden besitzen das Gemeinsame, dass ein Gehörknöchelchen vom Hyoidbogen sich abgliedert, auch bei Crocodilen, deren Verhältnisse in mancher Hinsicht noch nicht feststehen. Dagegen ist bei Sphenodon und Lacertiliern eine Verbindung mit dem Hyoidbogen erhalten geblieben. Bei Anderen scheint sie schon ontogenetisch gelöst zu werden. Am Zungenbein sind nur bei den Lacertiliern und Schildkröten die Bogen betheiligt, die gleichfalls nicht mehr vollständig auftreten. Der 1. und 2. bei Lacertiliern am meisten differenzirt, und nur diese beiden bei Vögeln, bei denen der 2. der bedeutendste ist, der 2. und 3. ist es bei Schildkröten. Die Beziehung zur Zunge hat an dem Apparate aber meist nicht die ausschließliche Herrschaft, *denn es tritt der Kehlkopf auf den Hyoidapparat*, mit dem seine Muskulatur Verbindung besitzt.

Die andere Reihe trifft sich bei den *Säugethieren.* Zum Hyoidapparat sind bei den Monotremen vier Bogentheile vereinigt, davon der letzte sich dem Larynx anschmiegt. Dieser ist ebenso wie bei den Sauropsiden auf jenen Apparat gelangt, *aber mit dem letzten wird noch der vorletzte* (*3.*) *ein neuer Bestandtheil des Larynx, das Thyreoid.* Dann hat sich der *gesammte Apparat in zwei Abschnitte geschieden*, wie solche bereits bei Gymnophionen bestanden (vergl. Fig. 282 *B*) und der nicht zum Kehlkopf bezogene bildet das Zungenbein. Von der primitiven Verbindung bleiben aber noch manche Überreste, welche auch in höheren Ordnungen bei mehr gelockertem Anschluss nicht völlig verschwunden sind. Damit ist aus dem gegen die Sauropsiden an Bogenzahl reicheren Apparat eine neue Einrichtung zu Stande gekommen, an die Luftwege und an die Zunge vertheilt. Die ersteren gewinnen aber noch einen auch für den Speiseweg wichtigen Zuwachs in einem Paar Knorpel, die der Epiglottis zu Grunde liegen. Sie können nur aus dem Kiemenskelet stammen, jenen Stücken homodynam, welche schon bei Amphibien als Rudimente eines 4. Kiemenbogens bestanden und bei den Gymnophionen plattenförmig sich darstellten. Da die Abkömmlinge des 5. Kiemenbogens der Fische bereits bei den Amphibien im allmählichen Umbildungsgange aus der »Cartilago lateralis« zum Skelet der Luftwege zu finden sind, und bei Sauropsiden wie bei Mammaliern von ihrer Herkunft nichts mehr erkennen lassen, trägt das gesammte Kiemenskelet, wie es bei Fischen bestand, bei den Mammaliern zur Herstellung neuer Einrich-

tungen bei. Bestandtheile alter dort vorhandener Bogen finden in den Neugestaltungen functionelle Verwendung, und sind den erworbenen Beziehungen angepasst.

Dieser gewaltige, in seinen Resultaten für die Gesammtorganisation der einzelnen Abtheilungen folgenschwere Process leitet sich mit einer Rückbildung von Kiemen ein, wie aus nachstehender Tabelle zu erkennen.

Durch die Rückbildung von Kiemen werden Skelettheile frei. Bei den Notidaniden scheint der Überschuss verloren zu gehen, wie ja auch später noch ganze Abschnitte von Bogen sich nicht auf die Nachkommen vererben. Bei den Sauropsiden ist sogar ein ganzer Bogen (der 3. Kiemenbogen der Fische und Amphibien) auch in Resten nicht mehr nachweisbar.

Mit der Begrenzung der Zahl der Kiemenbogen auf fünf bei Fischen und Amphibien ist derselbe Vorgang noch nicht zu Ende gekommen. Der Verlust hinterer Kiemen lässt ferner noch Bogen ohne die primitive Function. Aber Reste bleiben erhalten, und wenn bei den Amphibien eine schon unter den Fischen beginnende neue Art der Respiration die Kiemen entbehrlich gemacht hat, sind Theile des Skelets derselben in neue Functionen getreten.

Diese Erhaltung ist an die Entstehung und Ausbildung neuer Organe geknüpft, an Zunge und an Luftwege. Wenn auch bei Fischen bereits ein als Zunge bezeichnetes Organ besteht, so ist dieses doch noch weit von dem erst bei Amphibien erreichten, auf Eintritt von Muskulatur beruhenden höheren Zustande entfernt, in welchem der Zusammenhang mit Muskulatur die Erhaltung der Skelettheile als »Zungenbein« begründet hat. In größerem Umfange sind es die Luftwege, welche auf ihrem phylogenetischen Gange Rudimente von Kiemenbogen sich aneignen, deren alte Function als Stützorgane sie in mannigfaltigen neuen Formen verwerthen. Der nur auf die höheren Abtheilungen, wie Sauropsiden oder Säugethiere gerichtete Blick vermag jene Umwandlungen nicht zu erkennen, selbst wenn er sich auf die ontogenetischen Befunde erstreckt. Wohl aber lehrt die vergleichende Umschau bei Fischen und Amphibien den Zusammenhang jener weit vom Ausgangspunkte entfernten Zustände mit eben dem letzteren verstehen.

Bei aller Neuheit und anscheinenden Fremdartigkeit, mit welcher uns die Derivate des Kiemenskelets in ihren mannigfaltigen Zuständen entgegentreten, bleibt die primitive Beziehung festgehalten. Es war eine Kiementasche, die sich der Gehörapparat dienstbar machte und aus deren Umgrenzung er sich Theile des Kiemenskelets entnahm. Es sind aus der Kopfdarmhöhle entstandene respiratorische Organe höherer Art, welche wiederum Theile oder Reste von Kiemenbogen in ihren Dienst stellen und sie damit auch in der Umgestaltung in Beziehung zu jener Function erhalten. Endlich betheiligt sich auch die Zunge an der Erhaltung von Überresten des Kiemenskelets, indem Muskulatur, die jenem angehörte, sie ausbilden half. So knüpfen die höheren Zustände überall an niedere an, und die Entstehung der Kiemenbogen in der Wand des Kopfdarmes zeigt sich als eine der Grundbedingungen für jene vielartigen, zu höheren Stufen leitenden Einrichtungen, durch welche die Gnathostomen sich weit über die Cyclostomen mit einem jener Beziehung zum Kopfdarm entbehrenden Kiemenskelet erheben.

Allgemeine Übersicht über die Metamorphose der Kiemenbogen der Gnathostomen.

Primäre Bogen	Anamnia					Amniota				
	Selachier			Ganoiden und Teleostei	Amphibien (Perennibranchiaten u. Larven d. Urodelen)	Sauropsiden			Promammalia (Monotremen)	Mammalia
	Notidaniden		Pentanche Selachier			Chelonier	Lacertilier u. Hatteria	Vögel		
	Heptanchus	Hexanchus								
I.	Oberkiefer und Unterkiefer			Palatoquadratum und Cartilago Meckelii					Incus, Malleus und Cartilago Meckelii	
II.	Hyoidbogen			Hyomandibulare und Hyoidbogen	Columella und Hyoidbogen	1.	Hyoidapparat	1.	Stapes, Ohrknorpel 1.	1. Hyoid
III.	erster Kiemenbogen					2.		2.	2. Hyoidapparat	2.
IV.	zweiter Kiemenbogen					3.	—	—	3.	3. Thyreoid
V.	dritter Kiemenbogen					—	—	—	4.	4.
VI.	vierter Kiemenbogen				Kiemenbogenrudiment	—	—	—	Epiglottisknorpel	
VII.	fünfter Kiemenbogen (ohne Kieme)			Kiemenbogenrudiment (Os pharyng. inf.)	Cartilago lateralis und Derivate	Skelet der Luftwege				
VIII.	sechster Kiemenbogen (ohne Kieme)		—	—	—	—	—	—	—	—
IX.	siebenter Kiemenbogen (ohne Kieme)	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Auf der Tabelle sind nur jene Abtheilungen in Betracht gezogen, welche entweder im Verhalten der bezüglichen Einrichtung Anschlüsse unter einander darbieten, oder nicht durchaus in seitlicher Divergenz stehen. Desshalb blieben die Dipnoer hier unberücksichtigt und ebenso die anuren Amphibien. Von den Sauropsiden wurden Schlangen und Crocodile übergangen, erstere wegen der Rückbildung des Hyoidapparates, letztere dagegen wegen Mangels sicherer Grundlagen für die Vergleichung der Theile. Dass wir auch hier die jeweils niederer stehenden Zustände nicht als concrete Urzustände, von denen die höheren *direct* sich herleiten, nehmen dürfen, ward in der Einleitung dieses Buches begründet. Speciellere Verhältnisse, welche die Sonderungen des Kiefer- und Zungenbeinbogens betreffen, oder jene des Copularsystems der Kiemenbogen und des Hyoid, fanden in dieser Übersicht keinen Raum, sind auch schon vorher, zum Theil gleichfalls synoptisch, behandelt worden.

Von der Sonderung des Kopfes.

§ 135.

Bei der Darstellung des *Kopfskelets* vom Anfange der Kopfbildung ausgegangen, ziemt es sich, hier das Endergebnis der Verhältnisse zu betrachten, welche der Gesammtheit des *Kopfes* geworden sind. Wir sahen bei seiner Entstehung aus dem vordersten Theile des Körpers die Anpassung wirksam, welche diesen Theil zu dem wichtigsten des Körpers gestaltete, indem sie in ihm höhere Sinneswerkzeuge und daran im Anschluss die Ausbildung des Gehirns hervorrief, nicht minder auch den dieser Region angehörigen Darmabschnitt zum Sitze der Athmung erhob. Höhere Leistungen aller Art, von Organen, die sämmtlich *durch die Lage der Mundöffnung* an diesem Theile des Körpers ihren Ort erhielten, bedingen die umfassende Bedeutung des Ganzen, durch welche dieser Körperabschnitt den übrigen Körper oder den Rumpf übertrifft.

In den niederen Abtheilungen ist dieser Vorzug äußerlich wenig zur Geltung gelangt, und es waltet zwischen Kopf und Rumpf keine scharfe Grenze, wie deutlich auch die Organe nicht bloß an der Oberfläche die Regionen markiren. Wenn wir bei *Amphioxus* die den Kopftheil repräsentirenden Körperabschnitte durch die respiratorische Kopfdarmhöhle zu bestimmen vermochten, so ergeben sich schon hier aus der Ausbildung der Kiemen entspringende Verschiebungen dieses ventralen Abschnittes der Kopfregion. Noch mehr wird bei den *Cyclostomen die Vermischung beider Regionen ausgeprägt.* Nicht nur Muskulatur des Rumpfes überlagert einen Theil des Kopfes, sondern der gesammte Kiemenapparat ist von Rumpfmuskulatur wie von einem Mantel umhüllt. Der Kiemenapparat ist sammt seiner eigenen Muskulatur, die von jener anderen sich gesondert hält, in den Bereich des ursprünglichen Rumpfes übergetreten. Die voluminöse Entfaltung der Kiemensäcke sowie jene des eigenthümlichen Zungenorgans stehen wohl als nächste Ursachen mit jenem Vorgange in Zusammenhang. Dadurch wird Mancher irregeführt, der nicht beachtet, dass ganz differente Gebiete räumlich vereinigt sind, wie aus der Berücksichtigung der anderen Vertebraten, von Amphioxus und den Gnathostomen, hervorgeht.

Der Kiemenapparat bedingt auch noch bei den Gnathostomen durch seine Mächtigkeit die unmittelbare Fortsetzung des Kopfes in den Rumpf, ohne äußerliche Trennung, zumal er bei den *Selachiern* wieder in den Rumpf sich eingedrängt hat, und die Reduction hinterer Kiemen gab Raum für die ventrale Ausdehnung der Rumpfmuskulatur bis ins Kopfgebiet, wie auch dorsal, über dem hinteren Theil des Cranium, Rumpfmuskulatur Platz findet. Diese beiden Zustände bleiben auch noch bei Ganoiden, Teleostei und Dipnoern bestehen, wenn auch der Kiemenapparat in compendiöserer Gestaltung im Bereiche des den Kopf bestimmenden Cranium seinen Ort bewahrt. In occipitalen Gelenkbildungen könnte man schon unter den Selachiern (Rochen) Versuche erkennen zu einer Emancipirung des Kopfes von der Rumpfregion, sie haben aber, beschränkt wie sie sind, für jenen Zweck nur untergeordnete Bedeutung, zumal gerade hier der Kopf, selbst abgesehen von den Kiemen, durch die ihm sich lateral anschließenden Vordergliedmaßen einen neuen und noch innigeren Zusammenhang mit dem übrigen Körper erlangt hat.

Erst mit den *Amphibien* beginnt eine freiere Gestaltung des Kopfes, der im Occipitalgelenk selbständige Bewegungen auszuführen vermag. Tritt dieses auch noch nicht im Larvenleben hervor, so kommt es doch nach dieser Periode zur Geltung. Wie in dem Besitze der Kiemen durch deren Gerüst, und manches Andere damit im Zusammenhang stehende der innigere Anschluss an den Rumpf gegeben war, *so tritt mit dem Verlust der Kiemen für die Sonderung des Kopfes vom übrigen Körper eine neue Epoche ein.* Der Kopf wird durch die Reduction des Kiemenskelets entlastet und der ihm folgende Abschnitt des Rumpfes, von dem vorher sich noch auf ihn erstreckenden Apparat der Kiemen befreit, erscheint als Beginn einer Halsregion. Noch ist diese kein vom übrigen Rumpfe geschiedener Körperabschnitt, denn die Nähe der Vordergliedmaßen am Kopfe erlaubt ihm noch keine selbständigere Ausprägung. Aber der Anfang ist dazu gegeben, und noch ein anderer Factor hat sich dabei bemerkbar gemacht. Er liegt in den Lungen, welche functionell an die Stelle der Kiemen getreten sind.

Indem die Lungen mit der Entfaltung eines Thorax, wie er bei *Reptilien* endlich zu Stande kommt, in diesem ihre Einbettung nehmen, führt zu ihnen vom Kopfe her die geringes Volum einnehmende Luftröhre und ein Halstheil des Körpers kommt in dem Grade zur Sonderung, als größere Organe von dem auf den Kopf folgenden Körperabschnitte sich entfernen. Dahin zählt in erster Reihe das Herz mit seinen groben Gefäßstämmen, welches bei Amphibien noch in unmittelbarer Nachbarschaft des Kopfes sich befand. Der mit dem Herabrücken des Herzens entstandene Übergang des Verlaufes großer Arterien aus der Querrichtung in die Längsanordnung ist hierbei gleichfalls ein den Hals befreiendes, weil ihm Bewegungen in größerem Maße gestattendes Moment. Die Bildung des Halses ist aber für die Selbständigkeit des Kopfes von größter Wichtigkeit, denn erst mit ihm tritt er in den Zustand freier Action. Während vorher, bei Fischen und zum Theil auch noch bei Amphibien eine Änderung der Stellung des Kopfes nur unter voller Theilnahme des gesammten Körpers ausgeführt werden konnte, für sich allein

somit unmöglich war, so kommen sie jetzt, nach Vollzug vieler anderer, vorzüglich im Bereiche des Muskelsystems eingetretener Umgestaltungen, in großer Freiheit zu Stande. So wird, bei Amphibien beginnend, bei Reptilien weitergeführt, der Kopf bei *Vögeln* und *Säugethieren* zu einem durch die selbständigere Beweglichkeit bedeutend vervollkommneten Körpertheile. Wie einerseits Muskelarbeit erspart wird, so gelangen andererseits die zur Außenwelt directe Beziehung besitzenden Organe des Kopfes zum freieren Gebrauche, wodurch dem Organismus neue Vortheile entstehen.

Diese *Sonderung des Kopfes* war begleitet von einer allmählichen Vereinfachung des knöchernen Kopfskelets und einer einheitlichen Gestaltung des Craniums (vergl. § 114). Der Übergang aus dem Wasserleben zum Luftleben bildete aber den nächsten causalen Anlass zu jener Sonderung, indem damit im ventralen Abschnitt des Kopfes die ersten Bedingungen der Änderungen entstanden: der Schwund der Kiemen und die Reduction des größten Theiles ihrer Skelettheile. Sehen wir diese auch noch nicht völlig verloren gegangen, sondern in neuen Functionen, so treten sie doch dadurch aus dem früheren Zustande, in welchem sie noch als dem Kopfe zugehörig erschienen.

Mit solchen Umgestaltungen sind auch die ersten Anfänge verschwunden, aus denen der Kopf hervorging und auch sein Skelet entstand, und wenn schon in den unteren Abtheilungen jene Zustände dunkel erscheinen, so wird es *Aufgabe der Wissenschaft* sie zu erhellen (vergl. § 107). Die Forschung zeigt uns einen Körperabschnitt, der den Kiemendarm birgt, zu einem Kopfe sich gestalten. *Dieser Theil ist aber ursprünglich metamer*, wenn auch an dem jedenfalls einen späteren Zustand repräsentirenden Knorpelcranium nichts mehr davon erhalten bleibt. Oder sollte man aus der Metamerie bei Amphioxus nicht auf das Verhalten der Cranioten folgern dürfen! Vielleicht ist überhaupt die »Schlussbildung« etwas Gefährliches und die »Beschreibung« der Mannigfaltigkeit der Vorgänge mit ihrer Verschiedenartigkeit in den einzelnen Abtheilungen setzt sich anspruchsvoll und doch nichts verbindend, nichts unter gemeinsame Gesichtspunkte vereinigend, an ihre Stelle. Dass hier Metameren sich bei Acraniern discret erhalten, während sie bei Cranioten zum Theil verschwunden sind, ist begreiflich, denn dort ist kein Cranium vorhanden, welches hier ihre Existenz aufhob. Es bleiben dann nur noch Reste der Metamerie an den Kiemenbogen und ihrem Zubehör. Dass aber die Ontogenese nichts davon erhalten hat, dass sie nicht den Amphioxusbefund recapitulirt, fällt zusammen mit unzähligen ähnlichen Fällen, in denen die Phylogenese nicht mit der Ontogenese zusammenstimmt. Dass die Visceralbogen der Amnioten aus Kiemenbogen hervorgingen, erfahren wir durch die Vergleichung, nicht aus der Beschreibung, welche nur die Differenzen aufdeckt, aber nichts davon weiß, dass die kiemenlosen Visceralbogen einmal kiementragende waren. Dieses ist erst das Resultat der Vergleichung und der Folgerungen aus jenen Thatsachen, welche Schlüsse mit der ontogenetischen Erfahrung in Widerspruch stehen. Das hat hier niemals gehindert, hier die homologen Theile anzuerkennen, während die gleiche Folgerung für das Cranium beanstandet wird!

Ob jene in den Aufbau eingegangenen Metameren bei Cranioten bereits knorpelig waren, oder nicht, ist, wie oben besprochen, eine untergeordnete Frage, ebenso wie es von minderem Belang ist, in welcher Weise die Knorpelbildung begann. Auch die Entstehung der Metamerie ist uns verborgen, wenn wir auch Muskeln (Myomeren) dafür in Anspruch nehmen. Wahrscheinlich ging ein unsegmentirter Zustand voraus, an welchem successive die Gliederung auftrat, die von vorn begann. Manches, auch im ontogenetischen Processe, deutet auf solchen langsam verfolgten Weg, dessen Anfang unendlich weit zurück liegt, und auf dessen späteren Strecken allmählich der Ausbau des Begonnenen sich vollzieht.

Vom Skelet der Gliedmaſsen.

Niederste Zustände und ihre Herkunft.

§ 136.

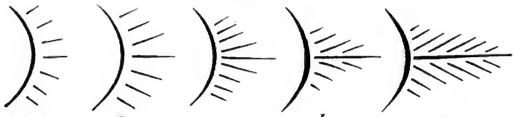
Außer den als unpaare Gliedmaßen bezeichneten beweglichen Fortsatzbildungen des Körpers, welche wir bei der Wirbelsäule betrachteten, da sie von derselben hervorgingen, kommen am Wirbelthierkörper noch *paarige* bewegliche Anhangsorgane zur Ausbildung, welche allmählich gleichfalls in den Dienst der Locomotion sich stellen, die Gliedmaßen im engeren Sinne. Den Acraniern wie auch den Cyclostomen gänzlich fehlend, nehmen sie bei den Gnathostomen ihren Anfang und sind durch alle Abtheilungen derselben in continuirlicher Umgestaltung, ihre Leistungen für den Organismus vermannigfachend, verfolgbar.

Die zwei Gliedmaßenpaare der Wirbelthiere bieten im Verhalten ihres Skelets, bei aller Verschiedenheit der Ausbildung in den einzelnen Fällen, gemeinsame Einrichtungen, *die in ihnen homodyname Gebilde erkennen lassen.* Wir unterscheiden einen im Rumpfe liegenden bogenförmigen Abschnitt, der auf der niedersten Stufe eine Knorpelspange vorstellt, und nach seiner Lagerung als Brust- (oder Schulter-) und als Beckengürtel bezeichnet wird.

An dem Extremitätengürtel ist das Skelet der *freien Gliedmaße* befestigt, die in niederen Zuständen als *Flosse* erscheint. Dieses Skelet wird in seinen einfachsten Befunden, wie sie aus der Vergleichung zahlreicher Formen zu abstrahiren sind, durch Knorpelstäbe (Radien) dargestellt, in verschiedener Ausdehnung, Gliederung und Beziehung zu einander. Einer dieser Radien ist mächtiger als die anderen, und trägt von diesen noch eine Anzahl seitlich angereiht, während andere direct an dem Gliedmaßengürtel sitzen können. Ich bezeichnete die Grundform des vom Extremitätengürtel in die freie Gliedmaße tretenden Skelets als Archipterygium. Der Hauptstrahl ist der Stamm dieses »Urflossenskelets«, dessen Verhalten uns den Weg für die Ableitung des Gliedmaßenskelets zu zeigen vermag. Sie bildet eine Aufgabe der Forschung, welche mit der Vorstellung, dass das Organ auch phylogenetisch so entstanden sei, wie es sich in seinen differenten Zuständen zeigt, sich nicht befriedigen kann, denn *eben die Verschiedenheit dieser thatsächlichen Befunde verlangt die Ermittelung eines gemeinsamen Ausgangspunktes,*

von dem sie durch Differenzirung entsprang. Da das Skelet einen wesentlichen Bestandtheil der Gliedmaße vorstellt, wird es am meisten zur Vergleichung dienen können, welche ähnliche Einrichtungen aufzusuchen hat. Begeben wir uns zunächst auf diesen Weg, so finden wir nur am Kiemenskelet ähnliche Verhältnisse. Mit Radien besetzte Knorpelbogen bilden das Kiemenskelet. Darauf lassen sich die Skeletformen der Gliedmaßen beziehen, und es eröffnet sich die Möglichkeit, sie sich von solchen aus entstanden zu denken. Am Kiemenskelet der Selachier sind die Knorpelspangen mit einfachen Radien besetzt (Fig. 292 *a*). Bei manchen ist ein mittlerer mächtiger entfaltet (*b*). Indem die benachbarten schwächeren dem stärkeren näher rücken (*c*) wird ein Übergang zu dem gleichfalls realisirten Befunde geboten, in welchem der stärkere Mittelstrahl einige schwächere Radien trägt (*d*).

Fig. 292.



Schemata zur Erläuterung der Homodynamie des Extremitätenskelets mit jenen der Kiemen. *a*, *b*, *c*, *d* Kiemenbogen von Selachiern. *e* Archipterygiumform.

Diese Differenzirung eines Radius, der damit auf eine höhere Stufe tritt, ist mit der primitiven Form des Gliedmaßenskelets verknüpfbar, und wie wir den Gliedmaßengürtel mit einem Kiemenbogen vergleichen, so ist der Mittelstrahl mit seinem secundären Radienbesatze dem Skelet der freien Gliedmaße vergleichbar.

Dieser als Archipterygium angenommene Zustand, mag er durch Vereinigung discreter Radien oder, was wahrscheinlicher ist, durch einen die Radien producirenden Sprossungsprocess entstanden sein, ist als typisch zu erkennen, indem er in den verschiedensten niederen Formen des Gliedmaßenskelets obwaltet. Ob die biseriale Anordnung der Radien das Ursprüngliche war, hat Zweifel erregt, da in manchen Einrichtungen die uniseriale besteht. Ich möchte aber auch jetzt noch die erstere als die primitivere ansehen, da die uniseriale von der biserialen ableitbar ist, aber nicht umgekehrt.

Wenn wir in der Radienbildung der *Sprossung* eine Bedeutung einräumen, weil wir sie noch in Thätigkeit sehen, so kann daraus zugleich ein gewisser Breitegrad der Variation Erklärung finden, welcher vom phylogenetisch ältesten Befunde ausgegangen, divergente Producte entstehen ließ.

Die Berechtigung, in anderen Skeletgebilden, welche scheinbar nichts mit Gliedmaßen zu thun haben, die Ableitung des Archipterygium zu versuchen, liegt zunächst in der Irrationalität jedes anderen Verfahrens. Denn wenn wir auch hier kleinste Anfänge als die allerersten Zustände uns denken müssen, so sind solche nur unter einer bestimmten Function für den Körper, mag sie dessen Statik oder

dessen Mechanik gedient haben, zur successiven Ausbildung gelangend sich vorzustellen. Damit wird es unmöglich das Auswachsen von Knorpeltheilen, auf welche Muskeln sich fortsetzten, als einen Anfangszustand der Gliedmaßen vernünftigerweise anzunehmen. Vielmehr wird *das vorherige Bestehen einer anderen Leistung*, und damit auch eines anderen Zustandes des Organs, zur logischen Voraussetzung.

Das in den Kiemenbogen gegebene Vergleichungsobject ist aber nur in seinen allgemeinsten Verhältnissen zu nehmen, und es kann sich durchaus nicht um die sehr specialisirten Formen handeln, wie wir sie bereits bei Selachiern antreffen. Wie viele andere Zustände zwischen diesen und jenen der Cyclostomen bestanden haben mögen, und welcher Art sie waren, wissen wir nicht, aber dass solche vorhanden gewesen sein müssen, lehrt die an jenen beiden Zuständen sich zeigende Divergenz. So wenig man also daran denken darf, dass z. B. ein Kiemenbogen bei den Selachiern in eine Gliedmaße sich umgewandelt habe, ebenso wenig ist daraus ein Grund gegen jene Ableitung zu entnehmen.

Größere Schwierigkeiten erheben sich bei der Prüfung der *Lageverhältnisse* der Gliedmaßen. Wenn aus der Vergleichung des Skelets eine *Übereinstimmung mit dem Kiemenskelet* hervorgeht, und darauf eine Ableitung von Kiemenbogen möglich wird, so kann das nur unter der Voraussetzung geschehen, dass das Skelet beider Gliedmaßen ursprünglich radientragende, dem Kiemenapparat angehörige Stützgebilde oder sagen wir Kiemenbogen waren, die eine von den übrigen Kiemenbogen verschiedene Differenzirungsrichtung einschlugen, und vom Kiemenapparate sich lösten. Wenn wir in den Kiemenbogen bei Cyclostomen und Gnathostomen sehr verschiedene, aber doch aus einer Wurzel entsprungene Gebilde sehen, so ist für ein, vielleicht aus einer Zwischenstufe zwischen jenen beiden entstandenes Gebilde keine einer der bekannten Formen völlig gleiche Form vorauszusetzen, sondern nur ein Zustand, *welcher die allgemeinsten an den Kiemenbogen sich aussprechenden Einrichtungen trägt.* Ein Knorpelstück, welches Radien trägt, die von ihm aus durch Sprossung hervorgingen. Für ein solches mit dem Aufhören seiner Bedeutung für die Kieme aus dem Complexe des Kiemengerüstes gelöstes Gebilde ist die Entfernung von der ersten Stätte nicht schwer zu verstehen, wenn man in Erwägung zieht, dass der Wanderungsprocess auch für die ausgebildete Gliedmaße thatsächlich besteht. Die hintere entfernte sich mehr, die vordere weniger von der ursprünglichen Stätte, unter Veränderungen, die selbstverständlich auch den übrigen Organismus betrafen. *Die vordere Gliedmaße zeigt noch Beziehungen zum Kopfe durch Muskeln*, die von Cerebralnerven versorgt werden, und *liegt bei den Fischen mit ihrem Bogen sogar noch dicht hinter den Kiemenbogen.* Vollkommen selbständig erscheint in dieser Hinsicht die hintere Gliedmaße. Für sie muss eine weite Wanderung vorausgesetzt werden, wenn die aus der Vergleichung des Skelets gefolgerte Homodynamie richtig ist. Ein von den Gegnern der Wanderung ignorirtes, aber sehr wichtiges Zeugnis liegt in dem Verhalten der Nerven. Bedeutende Lageveränderungen fallen jedoch auch für die vordere Gliedmaße ins Auge, wenn man

beachtet, wie sie von den Fischen an bis zu den Vögeln immer weiter nach hinten tritt, wobei die Zahl der Halswirbel immer mehr anwächst. Da aber eine Neubildung von Wirbeln, die nur durch Einschiebung neuer Metameren des Körpers auftreten könnte, keine Thatsache für sich sprechen hat, muss jene offenliegende Lageverschiedenheit aus einem successiven Hinterrücken der Gliedmaße erklärt werden. Darin zeigt sich derselbe Process, den wir für die Hintergliedmaßen postuliren. So sehen wir also hier vorerst die Möglichkeit einer Ableitung der Gliedmaßen, und treten dabei vor viele Fragen, welche erst nach gewonnener Erfahrung über primitivere Zustände, wie wir sie bis jetzt nicht kennen, Aussicht auf sichere Lösung bieten können.

Die Ontogenese hat für unser Problem sich nicht von der Bedeutung erwiesen, die Viele bei ihr suchten. Sie hat gezeigt, dass das Gliedmaßenskelet der Selachier sich in der Hauptsache so anlegte, wie wir ihm später begegnen, und dass, wie zu erwarten war, weder eine die Urform des Archipterygium darstellende Bildung, noch ein von den anderen sich ablösender Kiemenbogen in der paarigen Flossenbildung zu erkennen ist! In einer an der Stelle der Gliedmaße auftretenden Hautfalte legt sich das Skelet an, über welches von einer Summe von Rumpfmyomeren die »Muskelknospen wachsen«, welche das Skelet von beiden Flächen überlagern. Für diejenigen, welche mehr erwarteten oder doch ausschließlich aus jenen negativen ontogenetischen Ergebnissen phylogenetische Schlüsse zogen, musste die von mir gegebene Darstellung unbegründet erscheinen.

Aber über einen Punkt hat die Ontogenese einen wichtigen Aufschluss gebracht. *Die Anlage des gesammten Skeletes einer Gliedmaße ist* (im Vorknorpelstadium) *eine einheitliche* (Mollier). Dieser Befund lässt schließen, dass in weit zurückliegenden Zuständen der Gliedmaße deren Skelet einer gemeinsamen Anlage, einem einheitlichen Skeletttheile entsprang, und dafür kommen wieder nur die Kiemenbogen in Betracht, die wir bei den Cyclostomen als Fortsätze bildende Knorpelspangen kennen lernten. Der Werth jener positiven Erfahrung muss höher gestellt werden, als die für das Problem negativen Ergebnisse, denn durch die erstere wird in der Verknüpfung der Thatsachen ein Schritt vorwärts gethan, während die negativen nur bestätigen, dass die Ontogenese allein für die Behandlung dieser Fragen unzureichend ist.

Eine zweite wichtige ontogenetische Erfahrung betrifft die Muskulatur. Auf jeden der jeweilig entstehenden Knorpelradien trifft ein Muskelsegment, welches sich bei der Ontogenese mit einer Muskelknospe auf die Skeletanlage fortsetzt. Wie die Radienzahl eine sehr verschiedene ist, so trifft sich das auch für die Theilnahme der Muskulatur. Zwischen beiden besteht offenbar ein enger Connex. Da wir erkennen, dass die einfacheren Skeletformen die älteren sind, dürfen wir eine noch geringere Radienzahl, als die Haie sie bieten, am Ausgangspunkte voraussetzen, und die Ausbildung unter Zunahme der Radienzahl erfolgt betrachten. Dabei wird jeweils die Muskulatur von Neuem Theil genommen haben, und mit dem Zuwachs von Radien wird das sie tragende Knorpelstück, welches wohl der erst entstandene Radius war, ein entsprechendes Wachsthum in die Länge erfahren.

Der ontogenetische Process recapitulirt den phylogenetischen, indem er nicht bloß die Radien, sondern auch deren Muskulatur scheinbar mit einander sich anlegen lässt.

Während aus jenen ontogenetischen Thatsachen die Flossen als Anschlüsse an die Körpermetamerie aufgefasst wurden, indem man irrig die Flossen der Rochen als die primitiveren annahm, blieb dabei übersehen, dass die aus jener Vorstellung entsprungene Annahme einer secundären Bedeutung des Gliedmaßengürtels keine Begründung hatte. Seine erste Anlage erfolgt *gleichzeitig* mit jener des freien Flossenskelets, daher ist ontogenetisch kein Grund für die spätere Entstehung zu entnehmen. Das metamere Verhalten der Radien ist wesentlich auf die Muskulatur (sammt deren Nerven) gegründet, und liegt nicht im Skelet selbst, denn die Radien sitzen an der Skeletachse, BALFOUR's Basipterygium, und nicht in den Metameren des Körpers. Der der Radienzahl entsprechende Übertritt von Muskeln auf die Radien ist nach meiner Auffassung ein erworbener Zustand, welcher mit der Bildung neuer Radien anwuchs. *Von dieser Muskularisirung der Flosse leite ich auch die Lage des sogenannten Basipterygium ab*, welche wegen des ontogenetischen Anschlusses an den Rumpf von den Anderen als ein primitives Verhalten betrachtet ward. *Dieser Anschluss wird durch den kürzeren Weg bedingt*, welchen die Muskelknospen zu den Radien nehmen. Mit dem Vollzuge dieses Auswachsens findet eine »Concentration« der Muskulatur statt und die eigentliche Flossenbasis wird freier. Es liegt also in jener Lage der Flossenachse eine Cänogenie, welche die erste Stellung der Flosse in einer Längslinie an der Seite des Körpers beherrscht. *Was die Flosse an Muskulatur auf ihrem mit einer Minderzahl von Radien begonnenen phylogenetischen Wege successive gewann, das wird ihr ontogenetisch scheinbar mit einem Male zugetheilt*, es wiederholt sich die *Summe des Erwerbs*, aber in zeitlicher Verkürzung. Da die Muskulatur sich *früher* in die Flossenanlage begiebt, als das Skelet sich angelegt hat, muss sich jenes »Basipterygium« dem Rumpfe benachbart anlegen. Dass in der zeitlichen Differenz zwischen Muskelbildung und der Skeletsonderung gleichfalls ein cänogenetisches Verhalten liegt, ist leicht ersichtlich und spricht wiederum für die sehr weite Entfernung der Selachiergliedmaße von einem phylogenetisch alten Zustande.

Nachdem die Ontogenese, so weit sie bis jetzt zu Rathe gezogen ward, den Dienst versagt hat, wird die *Vergleichung* zu ihrem Rechte gelangen. Aus dem verschiedenen Maße der Complication der Gliedmaße ergiebt sich die Ableitung von einem einfachen Zustand, wie er oben dargestellt ward. Denn wie wir die zusammengesetzteren Befunde von minder zusammengesetzten ableiten können, so sind diese wieder von noch weniger complicirteren ableitbar. Wenn wir unterhalb der letzteren keine anderen mehr bei den lebenden Formen fanden, so ist doch der Schluss berechtigt, dass auch jene mindest complicirten von noch einfacheren Zuständen entsprangen, die uns unbekannt sind. Wir können sie aber erschließen, indem wir denselben Vorgang, wie er bei der Vergleichung der bekannten Zustände sich ergiebt, für die Phylogenese auch jener einfacheren Zustände annehmen, und somit auch diese auf demselben Wege zu einer gewissen Complication gelangt uns vorstellen.

Das Auftreten einer die Flossenanlagen jeder Seite verbindenden Integumentfalte ward von mir mit der supponirten Wanderung der Hintergliedmaße in Verbindung gebracht. Darauf würden auch die »Abortivknospen« (Dohrn) der betreffenden Muskelsegmente zu beziehen sein.

Bevor ich das Problem der Phylogenese der Gliedmaßen der Wirbelthiere zu behandeln begann, hatte Niemand diese Frage aufgeworfen. Man schien sich in dem Ruhestadium sehr zufrieden zu befinden. Da erhoben sich plötzlich Einwürfe von verschiedenen Seiten, die nicht immer eine wissenschaftlich kritische Absicht verriethen. Mannigfache, offenbar sehr rasch gewonnene und ebenso rasch unters Publicum gebrachte Meinungen folgten sich, manche von einer, sagen wir überaus merkwürdigen Art, wie z. B. jene, dass die paarigen Gliedmaßen aus den Parapodien der Würmer oder aus Abspaltungen der unpaaren Gliedmaßen hervorgegangen seien! Die Autoren der verschiedenen Meinungen haben sich zwar keineswegs bemüht, in fortgesetzter Forschung ihre Behauptungen fester zu begründen, aber es formte sich allmählich die Vorstellung, dass knorpelige Strahlen, der Metamerie des Rumpfes entsprechend, beiderseits am Körper entständen und in eine Hautfalte wüchsen, während sie basal unter einander verschmölzen und hier ein einheitliches Stück (Basipterygium, Balfour) bildeten. Dieses wüchse weiter in die Rumpfwand ein und bilde damit die Anlage des Gliedmaßengürtels.

Die neue, sehr emphatisch gepriesene Lehre — im Grunde warf sie nur Fragen auf, ohne eine einzige zu lösen — fand sehr bald ihr Ende durch die bekannt gewordene thatsächliche Ontogenese (Mollier), aus welcher für alle jene Annahmen keinerlei Begründung ward. Es besteht eine einheitliche Anlage für den Schultergürtel, woran jene der freien Gliedmaße angeschlossen ist. Dass Mollier, ungeachtet dieser Resultate, dennoch die »neue Lehre« vertritt, das mögen Andere mit der Logik zu vereinbaren suchen.

Durch alle in der Ontogenese ausgesprochenen Thatsachen ward das Problem nicht beseitigt. Es fand seine Bestätigung sowohl in der ersten Einheitlichkeit der Anlage und der successiven Sonderung, als auch darin, dass anderen Hypothesen der Boden entzogen ward. So wird man denn, bis neue Thatsachen zur Feststellung führen, die Gliedmaßen aus Kiemenbogen entstanden als Problem betrachten und diese Vorstellung begründeter erachten dürfen, als eine spontane Entstehung, für welche keine Ursache nachweisbar ist.

Wenn in vereinzeltem Falle Radien ohne Zusammenhang mit einem Gliedmaßengürtel das Skelet der Gliedmaße bilden, so ist das ohne Kenntnis der Ontogenese für jene, durch die Mollier'schen Angaben widerlegte Meinung nicht verwerthbar.

Vielleicht ist es nicht überflüssig, wenn ich bemerke, dass man bei den Vorläufern der Gliedmaßen durchaus nicht an die hochgradig ausgebildeten Kiemen zu denken hat, wie sie z. B. Selachier u. a. besitzen, vielmehr an viel einfachere Befunde, welche doch nothwendig vorauszusetzen sind.

Außer Balfour siehe Gegenbaur, Über das Skelet der Gliedmaßen der Wirbelthiere etc. Jen. Zeitschrift. Bd. V. Derselbe, Über das Archipterygium. Jen. Zeitschrift. Bd. VII. Thacher, Transact. of the Connecticut Acad. Vol. III. 1877. Mivart, On the fins in Elasmobranchii. Zoolog. Transact. Vol. X. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mitth. aus d. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. V. 1884. C. Rabl, Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb. Bd. XIX. Sep.-Ausg. Leipzig 1897. R. Wiedersheim, Das Gliedmaßenskelet mit Atlas. Jena 1892. S. Mollier, Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. Anatomische Hefte. 1893. C. Gegenbaur, Das Flossenskelet der Crossopterygier und das Archipterygium der Fische. Morph. Jahrb. Bd. XXII.

I. Vom Skelet der vorderen Gliedmafse.

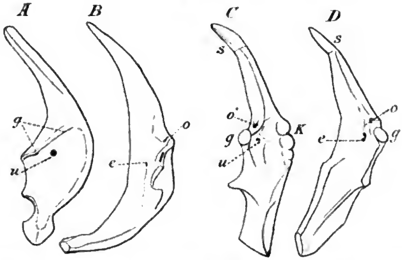
A. Vom Schultergürtel.

a. Knorpeliger Zustand.

§ 137.

Der Schulter- oder Brustgürtel tritt in der einfachsten Gestalt als ein Knorpelstück auf, welches bei den Elasmobranchiern einen ventral geschlossenen, dicht hinter dem Kiemenapparate gelagerten Bogen bildet. Er nimmt hier eine oberflächliche Lage ein, indem ein großer Theil seiner Oberfläche nicht von Muskulatur bedeckt wird. Der ventrale Abschluss ist ein erst ontogenetisch erworbener, denn für jede Hälfte besteht eine selbständige Anlage (BALFOUR), welche an der Verbindungsstelle mit der freien Gliedmaße zuerst erscheint. Der hier ontogenetisch einheitliche Schulterknorpel ist bei *Pleuracanthiden* in drei Stücke gegliedert, davon das mittlere größte die Flosse trägt. Damit ist eine bedeutsame Übereinstimmung mit der Gliederung des Kiemenskelets ausgedrückt: das ventrale Glied erscheint bei den lebenden Haien nie wieder selbständig, wie schon aus der medianen Verbindung sich ergiebt, dagegen kehrt das obere Glied bei manchen Haien (Fig. 293 *C, D, s*) wieder. Bei der Mehrzahl ist also der Knorpel einheitlich,

Fig. 293.



Rechte Schultergürtelhälfte von Haien: Hexanchus, *A* von innen und hinten, *B* von hinten und außen; Acanthias vulgaris, *C* von innen und hinten, *D* von außen. *g* Anfügestelle der Brustflosse. *e* Eintrittsöffnung der Flossennerven. *o* oberes, *u* unteres Austrittsloch. *K* Verbindungsstelle mit dem Visceralskelet. *s* Suprascapulare.

sei es, dass das obere Stück mit dem Hauptheil verschmolz, oder dass es der Reduction verfiel. Die Articulationsstelle mit der Flosse bildet die Grenze eines dorsalen und eines ventralen Abschnittes jeder Bogenhälfte und besitzt mit bedeutenderem Volum auch eine specielle Ausbildung, indem vor Allem die Gelenkstelle einen Vorsprung bildet. Dieser erscheint bei den *Haien* schon in sehr mannigfacher Gestalt, als schräg von oben und außen nach unten und innen

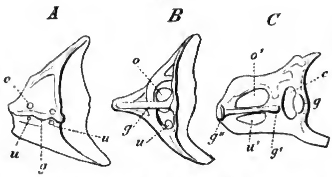
ziehende Leiste (Notidani) (Fig. 293), oder auch mit Wölbungen versehene gelenkkopfartige Bildungen vorstellend (*C*, *D*). Über und unter der Gelenkstelle wird der Knorpel von je einem Canale durchsetzt, in welchen Nerven verlaufen. Der Canal (Fig. 293 *e*) beginnt an der medianen Fläche und theilt sich in zwei, von denen einer oberhalb (*o*), der andere unterhalb des Gelenks mündet. Dieses Verhalten drückt eine weitere Entfernung vom primitiven Zustande aus. Das ist von Jenen, welche das Branchialproblem in Abrede stellen, nicht in Erwägung gezogen.

Wenn nun beim ersten Auftreten des Knorpels noch keine Durchbrechungen bestehen, so sind jene Knorpelcanäle phylogenetisch nur dadurch entstanden, dass das anfänglich schwächere Knorpelstück die an ihm vorbeilaufenden Nerven allmählich in sich aufnahm, indem es deren Bahn umwuchs. Mit der an die Zunahme der Muskulatur geknüpften Vermehrung der Nerven und der, wie wir es aus der Ontogenese des Flossenskelets kennen, retardirten Skeletbildung vollzieht sich jener Umschließungsvorgang schon bei der Ontogenese, wobei den zu dem früheren Bestande für die betreffende Form neu hinzugetretenen Nerven gleichzeitige Aufnahme wird.

Das obere Ende des Schulterknorpels läuft in der Regel verjüngt, zugespitzt oder verbreitert aus, wenn nicht die bereits oben bemerkte Abgliederung vorkommt (Fig. 293 *s*). Der ventrale, häufig etwas massivere Abschnitt bietet gleichfalls nicht selten Verbreiterungen, an denen er zugleich gegen die Verbindungsstelle mit dem anderseitigen sich abplattet.

Am Schultergürtel der *Rochen* bieten sich veränderte Verhältnisse, von dem Befunde der Haie ableitbar und auf neue Anpassungen zurückzuführen. Der comprimirteren Körperform gemäß ist er minder in die Höhe entfaltet bei meist stärkerer Krümmung seines Bogens, und der mächtigeren Ausbildung der freien Gliedmaße entspricht eine umfänglichere Gestaltung des Gelenktheiles, sei es, dass dieser stark lateral ausgezogen ist (z. B. Torpedo) oder sei es, dass die gleichfalls Wölbungen bietende Gelenkfläche (Fig. 294 *g*) auf eine Verbreiterung sich erstreckt, an welcher der ganze Knorpel theilnimmt (Rhinobatis, Raja), die Gelenkfläche kann dann wieder in einzelne Abschnitte gesondert sein (*g'*, *g''*). Die bei Haien nachgewiesenen Canäle bestehen auch hier, sie bilden aber zumeist weite Durchbrechungen, welche dem Schultergürtel in manchen Fällen eine eigenthümliche Form verleihen (z. B. bei Raja) (Fig. 294 *C*). Die Ausbildung dieser Canäle zu weiten Öffnungen ist erfolgt unter Übertritt von Muskulatur in die erweiterten Mündestellen der Canäle, welche unter Zunahme der eingetretenen Muskulatur zu

Fig. 294.



Rechte Schultergürtelhälfte von Rochen von der Außenseite: *A* von Rhinobatus, *B* Myliobatis, *C* Raja. *c* Eintrittsöffnung. *g*, *u*, *o* wie in der vorhergehenden Figur.

jenen Durchbrechungen werden. So nahmen denn Muskeln ihre Einbettung scheinbar im Schultergürtel, die noch bei den Haien ihm nur angelagert waren.

Aus der großen Mannigfaltigkeit der Gestaltung des knorpeligen Schultergürtels der Selachier erhellt eine sehr bedeutende Divergenz, welche für eine weite Entfernung von dem uns unbekannten Ausgangspunkte Zeugnis ablegt, wenn sie auch immerhin die niedersten uns bekannten Zustände bilden. Dabei hat sich aber im Knorpelgewebe ein *absolut* niederer Befund forterhalten, welcher für die gesammte Gliedmaßenbildung der Selachier zu einer irrigen Beurtheilung geführt hat, weil man dabei mehr auf das Material als auf die übrigen Structuren Gewicht legte.

Die mediane Verbindung der Schulterknorpel ist mehr als bei den Selachiern bei den *Chimären* ausgeführt, wie denn der ventrale Abschnitt hier gerade nach der Mitte hin den voluminösesten vorstellt. Ein bestimmtes Relief dieses Theiles gründet sich auf Muskelbefestigungen, welche in Vertiefungen Platz nehmen. Die Canäle in der Nähe der sehr tief liegenden Gelenkstelle verhalten sich ähnlich wie bei den Haien.

In dem mannigfaltigen Verhalten der medianen Verbindung kann es auch zu einer Ablösung eines Stückes kommen (Heptanchus indicus, nach T. J. Parker), welches Howes fälschlich für homolog mit dem Sternum der Amphibien hielt.

Über den Schultergürtel der Selachier s. Gegenbaur, Untersuchungen z. vergl. Anat. II. Leipzig 1865.

R. Wiedersheim, Das Gliedmaßenskelet der Wirbelthiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892. Enthält überall den hier gegebenen Darstellungen entgegengesetzte.

b. Auftreten knöcherner Bildungen.

Fische.

§ 138.

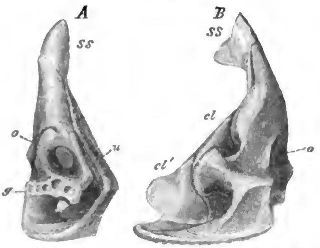
Mit der dem Hautskelet gewordenen Bedeutung tritt auch das Skelet der Gliedmaßen in neue Beziehungen und Umgestaltungen wichtiger Art werden dem Schultergürtel zu Theil.

Die Trennung des beiderseitigen Knorpelbogens in zwei Hälften, wie sie bei den Selachiern den ursprünglichen Zustand bildeten, wird bei den *Ganoiden* constant, und mit dem durch den Knorpel vorgestellten oder durch Verknöcherung modificirten knorpeligen Schultergürtel verbindet sich aus auf ihm entstehenden, *ursprünglich dem Integumente angehörigen Knochenstücken* ein neuer Apparat, der im Verlaufe seiner ferneren Differenzirung bis zu den Säugethieren eine bedeutende Rolle spielt.

Wir haben also von nun an außer dem *primären* auch einen *secundären Schultergürtel* zu unterscheiden. Der erstere, aus dem bei Selachiern vorhandenen Knorpelstücke entstanden, bleibt auch bei den Stören noch knorpelig; auf ihm entwickeln sich als Hautknochen einige oberflächlich gelagerte Stücke, von welchen zwei dem Hauptknorpel zugetheilt sind, während an einem abgegliederten Stücke andere angeschlossen sind.

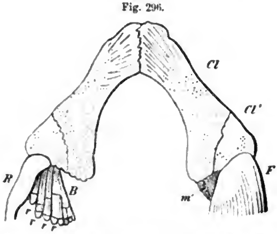
Durch die Lage des primären Schultergürtels an der hinteren Grenze des Kiemenapparats, ähnlich wie er bei den Selachiern sich traf, wird seine Beziehung zu dem hier um ihn herum zur letzten Kiemenspalte sich einsenkenden Integument eine innige, und damit steht zugleich die Bildung von Hautknochen auf diesem Knorpel im Zusammenhange. Sie verhalten sich structurell völlig übereinstimmend mit den anderen dermalen Knochen, und bieten wie diese noch eine theilweise Überlagerung an einander dar. Am primären Schulterknorpel sind aus den bei den Selachiern vorkommenden Canälen weitere Räume geworden, welche ich aus den bei ersteren bestehenden Canälen bis in die Detailverhältnisse abzuleiten vermochte. Die Erweiterung ist unter allmählicher Einbettung von Muskulatur erfolgt, so dass man sagen kann, dieselbe sei hier eingedrungen. Das Relief des Schulterknorpels wird dadurch zum Theil von Muskulatur bedingt. Sein oberer Abschnitt läuft in ein schlankeres Stück aus (Fig. 295 *A*, *B*, *ss*), welches von dem Hauptknorpel abgegliedert ist, und dadurch wieder an Befunde bei manchen Selachiern erinnert. Sowohl im Verhalten des Knorpels als auch der hinzugetretenen Hautknochen schließt sich Spatularia an Acipenser an, und es besteht nur in der den massiveren Bildungen bei Acipenser gegenüber leichteren Gestaltung der Theile eine Differenz.

Fig. 295.



Schultergürtel von Acipenser sturio. *A* von hinten und etwas lateral, *B* medial. *cl* Cleithrum. *cl'* Clavicula. *g* Gelenktheil mit Vertiefungen zur Articulation mit der Brustflosse. *o*, *u* Öffnungen weiter Räume im Schulterknorpel. *ss* abgegliedertes Stück des letzteren.

Fig. 296.



Schultergürtel von Acipenser sturio von der ventralen Seite. An der linken Hälfte ist die Brustflosse *F* theilweise sichtbar. *m* Muskel. An der rechten Seite sind die Weichtheile entfernt und man sieht das knorpelige Flossenskelet *B* mit den Radien *r*, sowie lateral einen Stachelstrahl *R* des Dermalskelets. *Cl'* Clavicula. *Cl* Infraclaviculare.

Die auf dem Schultergürtel entfalteten *Knochen sind von anderen Hautknochen der Störe in nichts verschieden.* Sie lagern auch, wie behauptet wird, keineswegs in ihrer ganzen Ausdehnung dem Knorpel auf, von welchem sie durch eine Bindegewebsschicht, die einerseits das Perichondrium, andererseits das Periost vorstellt, getrennt sind; den oberen, welchen ich früher als Clavicula ansah, unterscheide ich jetzt als *Cleithrum* (Fig. 297 *A*, *B*), den unteren als *Clavicula*. Wenn

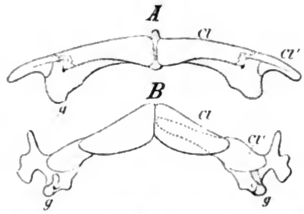
das Cleithrum die wichtigsten Beziehungen zum Schulterknorpel besitzt, indem *es dem das Gelenk tragenden Theile eine Stütze bietet, ist die Clavicula* nicht minder wichtig, *denn sie verbindet sich median mit der anderseitigen* (Fig. 297 *B*) und bringt dadurch den gesammten Schultergürtel zu einem einheitlichen Abschlusse. *Die aufgelöste mediane Verbindung des Schulterknorpels wird dadurch compensirt.* Für die Clavicula ist damit eine Function entstanden, unter deren Bedeutung der Skelettheil sich in allen höheren Abtheilungen erhält.

Im Verhalten zum Schulterknorpel besitzt das Cleithrum eine bedeutendere Ausdehnung, in so fern es über den dem Gelenktheile angehörigen Abschnitt des Knorpels sich heraberstreckt, während die Clavicula nur einen geringen Theil des unteren Schulterknorpelendes überlagert. Das zeigt sich von Bedeutung, wenn wir bei Spatularia sehen, dass die Clavicula ihre Beziehung zum Schulterknorpel ganz verloren hat, indem sie dieselbe dem weiter ventralwärts sich erstreckenden Cleithrum überließ.

Ein dritter Hautknochen kommt dem abgegliederten Stück des Schulterknorpels zu, und muss als *Supracleithrale* unterschieden werden. Mit einem ihm angeschlossenen theilt er auch das spätere Geschick, welches ihn im Dienste der Verbindung des Cleithrums mit dem Cranium erscheinen lässt.

Während wir bei den Stören Cleithrum und Clavicula zwar schon in verschiedener Function aber doch im Übrigen als Dermalknochen ziemlich gleichartig fanden, kommt schon bei *Dipnoern* und *Crossopterygiern* eine größere Differenzirung zur Ausbildung, wodurch Zustände sich einleiten, die weit vom Ausgangspunkte sich entfernen. Die Dipnoer bewahren den Knorpelzustand des primitiven Schultergürtels, ja die beiderseitigen Stücke erscheinen sogar in umfänglicher medianer Verbindung (Fig. 297 *A*). Der Gelenktheil (*g*) bleibt sammt seiner Umbung frei von Knochenbedeckung, während diese sehr beträchtlich sowohl am oberen als am unteren Theile des Schulterknorpels Platz gegriffen hat. Dass Cleithrum und Clavicula (vergl. Fig. 297) sich hier eng dem Knorpel angeschlossen haben, ist beachtenswerth. Sie sind auch keine »Hautknochen« mehr, sondern liegen tiefer gebettet, auch bei Protopterus, wo sie anscheinend einen einheitlichen Überzng des Knorpels bilden. Wir sehen somit bei den Dipnoern den Beginn einer engeren Vereinigung von ursprünglichen Hautknochen mit dem primären Knorpelskelet, aber es geht von da her für diese Skelettheile keine weitere Fortsetzung aus.

Fig. 297.

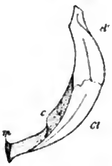


Schultergürtel: *A* von Ceratodus, *B* von Polypterus von der Ventralseite. *g* Schultergelenkkopf. *Cl* Clavicula. *Cl'* Cleithrum.

Schon bei den *Crossopterygiern* (Fig. 297 *B*), welche ebenso Clavicula wie

Cleithrum besitzen, sind jene Beziehungen geändert, da der Schulterknorpel eine beträchtliche Reduction erfuhr. *Er wird vom Cleithrum getragen*, welches demgemäß eine bedeutende Ausbildung besitzt. Bald zeigt der Schultergürtel sich knorpelig (Calamoichthys), bald mit zwei discreten Ossificationen versehen (Polypterus), (Fig. 299 *B*, *s*, *c*). Die beiden Cleithra sind auch in ventraler Richtung ziemlich ausgedehnt, wie in Fig. 297 *B* am linken Cleithrum zu sehen, dessen Fortsetzung unter die Clavicula punktirt angedeutet ist, aber sie vereinigen sich nicht eng unter einander. Diese Function kommt vielmehr der Clavicula zu (Fig. 297 *B*, *Cl*), welche sogar noch im Integument liegt und somit sich enger an das Verhalten der Störe anschließt. Mit den Dipnoern theilen die Crossopterygier den Gelenkkopf (Fig. 299 *B*, *g*) am primären Schultergürtel.

Fig. 298.



Rechte Hälfte des Schultergürtels von Ceratodus von der medialen Seite. *c* Leiste des Schulterknorpels. *m* Durchschnitt des Knorpels. *cl* Cleithrum. *Cl* Clavicula.

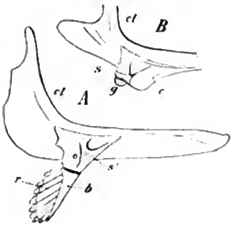
Bei den *Knochenganoiden* und *Teleostei* bleibt vom primären Schultergürtel meist nur ein Theil noch knorpelig, ein anderer ossificirt wie bei Polypterus. Ebenso erscheint das gesammte Stück dem Volumen nach in Rückbildung, indem es sich von oben, wie von unten her gemindert hat, so dass der Hauptsache nach der das Gelenk tragende Abschnitt sich forterhält (Fig. 299 *A*, *B*). Auch das bei den Stören noch unansehnliche Cleithrum hat eine beträchtliche Ausdehnung gewonnen, die sogar jene bei den Crossopterygiern übertrifft, denn es erfolgt jetzt ein medianer Zusammenschluss der beiderseitigen, wie ihn bei Stören und Polypterus die Clavicula bot. *Durch diese Verbindung wird das Cleithrum zu einem sehr wichtigen Bestandtheile des gesammten Schultergürtels*, es trägt den primären Schultergürtel, resp. das, was davon übrig blieb, und bewirkt die mediane Verbindung. Daher ging die Bedeutung der Clavicula verloren, und ihr Verschwinden bei Knochenganoiden und Teleostei wird verständlich. Es ist so gründlich, dass auch die Ontogenese nichts davon bewahrt hat, und Jene, denen diese die einzige Erfahrungsquelle ist, folgern könnten, auch die Vorfahren der Teleostei hätten keine Clavicula besessen! *Ihre Function übernahm das Cleithrum.*

Während ich früher für die Deutung dieses Knochens (des Cleithrum) als Clavicula eintrat, muss ich dieselbe verlassen, denn es wird gezeigt werden, dass die Clavicula der tetrapoden Wirbelthiere *nicht* aus jener der Fische, d. h. dem Cleithrum, sondern aus dem früher als »Infraclaviculare« bezeichneten Skelettheil hervorgegangen sein muss. Für den bei Fischen bestehenden Knochen, der nicht mehr als Clavicula gelten konnte, ward daher jene neue nicht präjudicirende Benennung erforderlich.

Dieses *Cleithrum* zeigt sich als ein mächtiger Skelettheil bei allen Knochenganoiden und Teleostei (vergl. Fig. 299 *A*, *cl*), bei denen es den größten der paarigen Knochen des Körpers darzustellen pflegt, in der speciellen Form der jeweiligen Gestaltung des Körpers angepasst. An seiner medialen Fläche und nach

hinten ragend trägt es den Rest des primären Schultergürtels. Noch völlig knorpelig bei Amia ist ihm das Allgemeine seiner bei den Stören erworbenen Structur geblieben, indem von der an das Cleithrum angeschlossenen Knorpelplatte ein spangenförmiger Theil sich erhebt (Fig. 299 *A*, *s'*). Dieser besteht auch noch bei Polypterus und Lepidosteus, bei denen bereits zwei Ossificationen am Knorpel Platz griffen. Diese lassen auch bei den Teleostei zwei Knochen hervorgehen, und eine dritte trifft auf die bei einem Theile der Physostomen frei bestehende Spange (Fig. 301 *A*, *s*), die ich von dem Befunde bei Ganoiden herleitete. Mit dem Verluste der Spange bei den übrigen Teleostei wird der primäre Schultergürtel zwar vereinfacht, aber um so mannigfaltiger stellt sich seine specielle Gestaltung in den einzelnen Familien dar (Fig. 301 *B*, *C*).

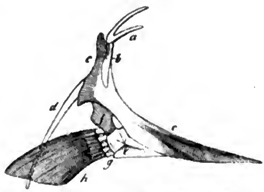
Fig. 299.



A Schultergürtel und Vordergliedmaße von **Amia** von innen gesehen. *B* Schultergürtel von **Polypterus** ebenso. *cl* Cleithrum (bei *B* unvollständig). *s* Scapulartheil. *c* Coracoidtheil. *g* Gelenkkopf. *s'* Knorpelspange. *b* Flossenstamm. *r* Radien.

Die beiden ihn darstellenden, oft noch durch Knorpel verbundenen Knochen, die sehr verschieden aufgefasst werden, deutete ich als *Scapula* und *Coracoid*. An der ersteren erhält sich meist eine Öffnung (Fig. 301 *Sc*), am Coracoid ist besonders die verschiedenartige Gestaltung seines vorderen Theils beachtenswerth; er zieht sich in eine zuweilen mächtige Platte aus, oder bildet einen schlanken Fortsatz. An der Gelenkverbindung mit der freien Gliedmaße nehmen beide Knochenstücke des primären Schultergürtels theil, wieder in sehr mannigfacher Weise, und neue Veränderungen erwachsen, vorzüglich bei Acanthopteren, aus dem engeren Anschlusse von Bestandtheilen der freien Gliedmaße an den primären Schultergürtel, worüber bei der freien Gliedmaße zu berichten sein wird.

Fig. 300.



Rechte Brustgürtelhälfte und Brustflosse von **Gadus**. *c* Cleithrum. *a*, *b* Supracleithra. *d* accessorisches Stück. *e*, *f* Knochen des primären Schultergürtels (*e* Coracoid, *f* Scapula). *g* Basalia der Flosse. *h* knöcherne Flossenstrahlen.

In diesem von den Stören durch die Knorpelganoiden zu den Teleostei festgesetzten Vorgange *tritt ein großartiger Wettbewerb zwischen inneren und äußeren Skeletgebilden in die Erscheinung*. Der bei den Selachiern die Verbindung der freien Gliedmaße mit dem Körper vermittelnde und ihm eine Stütze abgebende Knorpel verliert einen Theil seiner Leistung, welche von dem Cleithrum übernommen wird. Auf dessen mächtige Entfaltung gründet sich die Verbindung des Schultergürtels mit dem Rumpfe, indem Muskulatur an den Knochen tritt, und der primäre

Schultergürtel erleidet eine Reduction, die ihn schließlich als nur der Verbindung der freien Gliedmaße mit dem Cleithrum dienend erscheinen lässt.

Aber der bei Knochenganoiden und unter den Teleostei bei vielen Physostomen unansehnlich gewordene primäre Schultergürtel sucht neue Beziehungen selbst in seiner auf Scapula und Coracoidstück reducirten Form. Während in der Regel dem scapularen Antheile das größere Maß der Verbindungen mit der freien Gliedmaße zufällt, und das Coracoid in einzelnen Fällen von jener Articulation nicht oder nur wenig beansprucht ist, kommt demselben in seiner ventralen Fortsetzung eine neue Bedeutung zu. Er bildet eine bedeutende, der Länge nach dem Cleithrum angeschlossene Knochenplatte (z. B. Balistes) oder er schickt einen bogenförmig gegen die Clavicula zu ausgeschnittenen Fortsatz nach (z. B. Brama, Raja, Amphacanthus virgatus), welcher das Cleithrum früher oder später erreicht (Scomberoiden) und sich bei anderen sogar bis zu dessen medianer Verbindung erstrecken kann (Fig. 301 *A, C, co*). Dann ist dem Coracoid durch Vereinigung mit dem anderseitigen ein Theil der Stützfunction für den gesammten Schultergürtel übertragen, wobei das Cleithrum in seiner erworbenen Bedeutung gemindert wird. In diesem bei einem kleinen Theile der Teleostei erscheinenden Verhalten, welches auf einem neuen Erwerb, und nicht auf einer ererbten Beziehung beruht, spricht sich aber schon eine Leistung aus, welcher wir unter modificirten Verhältnissen in höheren Abtheilungen wieder begegnen. Da aber bereits bei Selachiern (Rochen und Chimären) dem homologen Theile des Schulterknorpels durch die mediane Concrescenz eine ähnliche Bedeutung zukam, kann man sagen, dass eine alte mit der Ausbildung des Cleithrum auf dieses übertragene Leistung auch unter

Fig. 301.



Linke Schultergürtelhälfte von Teleostei von der medialen Seite dargestellt: *A* von Salmo salar, *B* von Pagrus vulgaris, *C* von Lepidopus caudatus. *Cl* Cleithrum (in *C* ist der obere Theil unvollständig). *Sc* Scapula. *co* Coracoid. *S* Spangenstück. *b* Basalia der Brustflosse. *t* problematischer Skelettheil.

ganz veränderten Einrichtungen von dem homologen Skelettheile wieder erworben ward.

Im Ganzen aber kommt auch bei jener Entfaltung des Coracoid dem Cleithrum die mediane Festigung des gesammten Schultergürtels zu, die wir bei den Stören und bei Polypterus durch die hier bedeutend ausgebildete *Clavicula* vermittelt sahen. Deren Verlust hat dem Cleithrum eine neue Bedeutung gebracht, denn auch auf Rechnung dieser, und nicht bloß auf die unmittelbare Beziehung zum primären Schultergürtel wird die bedeutende Volumsentfaltung des Cleithrum der Teleostei zu setzen sein.

Mit dem Cleithrum steht bei allen Teleostei noch ein Knochenstück in Verbindung, dessen morphologischer und physiologischer Werth noch nicht sicher ermittelt ist, wenn auch mancherlei Deutungen versucht wurden. Jener schon bei Amia vorhandene Knochen liegt medial am oberen Abschnitte der Clavicula, bald als breite Platte (Amia), bald distal verschmälert (Fig. 301 *A*, *t*) oder in ein schlankes Stäbchen ausgezogen (Fig. 300 *d*). Beziehungen zur Rumpfmuskulatur sind die einzig sicher erkennbaren.

Aus indifferenten Hautknochen entstandene *Supracleithralstücke*, als Vermittler des Anschlusses des Schultergürtels, kommen den Teleostei in der Regel zwei zu.

Gegen die von mir nachgewiesene Entstehung des Cleithrum (der alten Clavicula) der Fische aus einem Hautknochen ward durch WIEDERSHEIM (Gliedmaßenskelet) eine Widerlegung versucht, indem er für die Störe eine Betheiligung des Perichondriums angiebt. Es soll eine exoperichondrale Bildung zur dermalen hinzutreten. Die Zurückweisung dieser Angabe ist schon oben (S. 207) erfolgt. Speciell für Acipenser sei nur bemerkt, dass der genannte Autor bei seiner Aufstellung gar nicht beachtet hat, dass die Clavicularplatten nicht überall dem Schulterknorpel aufliegen, sondern mit großen Flächen über denselben hinaustreten und sich dabei *wie andere Knochenplatten des Integuments* verhalten. An diesen Strecken sind aber, wie mikroskopische Durchschnitte lehren, dieselben Knochenschichten vorhanden, wie an den dem Knorpel angelagerten, und zwar in continuirlicher Fortsetzung. Es ist bei jenem Urtheil ferner nicht beachtet, dass das Perichondrium, wenn von ihm Ossificationen ausgehen, dieselben *immer nach innen zu*, nämlich gegen den Knorpel, und *niemals nach außen* hin entsendet. Jene Behauptung entbehrt somit jeder Begründung. Die Herbeiziehung des Perichondriums lässt den Knorpel eine Rolle spielen, welche ihm nirgends zukommt und mit den längst anerkannten Thatsachen im Widerspruche steht. Zur Begründung jener »neuen« Auffassung wird auch kein ernstlicher Versuch gemacht. Dass die Clavicula (Infraclaviculare) bei Polypterus gar keine Beziehung zum Schulterknorpel besitzt, die sie bei Stören noch aufweist, ist ebenfalls mit jener Auffassung im Widerspruche.

Im Verhalten der *Supracleithralia* bestehen vielerlei Verschiedenheiten in der Form und im Volum der Theile. Bei Acipenser sind schon zwei vorhanden, davon eines der hinteren Seite des oberen Schulterknorpelstückes anfliegt (es ist in Fig. 295 nicht mit dargestellt), während das andere noch als zweifelloser Hautknochen das abgesonderte Knorpelstück (Suprascapulare) überdeckt. Das obere zeigt sich bei den Teleostei in der Regel mit gabeliger Theilung (Fig. 300 *a*), wobei der eine Ast auch wieder selbständig sein kann. Das zweite Supracleithralstück legt sich immer der Außenfläche der Clavicula an. Drei Stücke sind bei Amia vorhanden, bei Polypterus aber in etwas anderer Lagerung.

Das Relief des *primären Schultergürtels* zeigt bei Teleostei außer dem Angeführten vielerlei minder wichtiges Detail. Die Ableitung des complicirteren Befundes von jenem der Knorpelganoiden kann leicht verständlich gemacht werden, indem man die Verhältnisse der Durchbrechungen zu einander durch eingeführte Sonden darstellt.

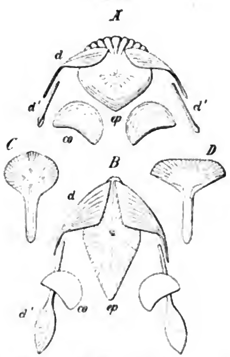
Über den Schultergürtel der Fische vergleiche Mettenheimer, De membro piscium pectorali. Berol. 1847. C. Gegenbaur, Über den Brustgürtel und die Brustflosse der Fische. Jen. Zeitschr. Bd. II. Swirski, Untersuch. über die Entwick. d. Schultergürtels und des Skelets der Brustflosse des Hechtes. Diss. Dorpat 1886. C. Gegenbaur, Untersuch. z. vergl. Anat. II. 1865. W. K. Parker, A monograph of the structure and development of the Shouldergirdle and Sternum fol. London 1868 (Ray Soc.). R. Wiedersheim, Das Gliedmaßenskelet (op. cit.). C. Gegenbaur, Clavicula und Cleithrum. Morph. Jahrb. Bd. XXIII.

Amphibien.

§ 139.

Der bei den Fischen aus dem Integument entstandene Complex von Knochenstücken, die auf dem primären Schultergürtel zuerst bei Ganoiden (Stören) als Deckknochen aufgetreten waren, hat sich auch noch bei Tetrapoden erhalten, wie groß auch die das gesammte Gliedmaßenskelet betreffenden Veränderungen sind. Die alten in den *Stegocephalen* erhaltenen Amphibien zeigen uns jene, höhere mit niederen Zuständen verknüpfenden Einrichtungen. Darunter hat das *Cleithrum* sich noch als ansehnlicher Skelettheil erhalten, das proximal mit einer auf verschiedene Art gebildeten Verbreiterung ausgestattet ist (Fig. 302 *A*, *B*, *cl'*). Es verbindet sich mit einem zweiten Knochen, der *Clavicula* (*A*, *B*, *cl*), und zwar, wo der Anschluss sich erhalten hatte, an deren inneren Seite, genau so, wie es vom Cleithrum der Ganoiden und Crossopterygier geschieht. Wie das Cleithrum, so trägt auch die Clavicula Spuren ihrer dermalen Genese mehr oder minder deutlich, und ebenso ein dritter Knochen, für den bei Fischen kein Vorläufer sich feststellen lässt. Wir brauchen ihn aber desshalb doch nicht als neu entstanden zu beurtheilen, denn es finden sich auch bei Fischen manche dermale Knochenplatten in der Nachbarschaft, welche hierher bezogen werden können, es fehlt dazu jedoch bis jetzt der sichere Nachweis. Der fragliche Knochen ist das *Episternum* (Fig. 302 *ep*), über welchen schon oben gehandelt ist (S. 301).

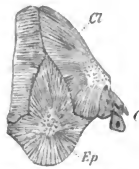
Fig. 302.



Brustgürteltheile von *A* Branchiosaurus, *B* Archegosaurus, *C* Discosaurus, *D* Hylonomus. *ep* Episternum. *cl'* Cleithrum. *cl* Clavicula. *co* Coracoid. (Nach H. Credner.)

Mit dem Episternum gewinnt die Clavicula Anschluss auf verschiedene Art. Sie kann sich auf dasselbe lagern oder nur an den seitlichen Rand, oder endlich an den Vorderrand des Episternum (Fig. 303), so dass beide Claviculae sich direct vereinigen, wie es schon bei Fischen der Fall war. Jedenfalls bildet das Episternum einen ventralen Abschluss des Schultergürtels. Ob das Cleithrum eine Verbindung mit dem Cranium vermittelt, ist nicht sicher nachzuweisen, es bestehen aber in seiner proximalen Verbreiterung Andeutungen hierfür.

Fig. 303.



Schultergürtel von Metopias diagnosticus. *Cl* Clavicula. *Cl'* Cleithrum. *Ep* Episternum. (Nach Zittel.)

Von dem primären Schultergürtel bietet sich bei den Stegocephalen wenig erhalten. Wir wissen nur von einzelnen Fällen, dass er dem Cleithrum ansaß, während seine Gestaltung, wohl wegen theilweiser knorpeliger Beschaffenheit nicht genau zu ermitteln ist. Damit ist auch der Einfluss unbekannt, den das Skelet der Vordergliedmaßen durch die Vereinfachung seines Verbindungsstücks mit dem Gürtel haben musste, wie wir ja auch bei den lebenden Amphibien diese Beziehungen wahrnahmen. Sehr wahrscheinlich war der Schultergürtel mit dem Cranium wie bei den Fischen in Verbindung.

Den *lebenden Amphibien* ist eine solche mit dem Cleithrum verschwunden, und auch sonst sind am Schultergürtel bedeutende Veränderungen aufgetreten. Dabei wird mit der Freiheit des Schultergürtels vom Cranium ein nach Hintenrücken des ersteren ermöglicht, wenn auch ein solcher Vorgang jetzt noch wenig hervortritt. Bei den Gymnophionen ist er mit der Gliedmaße verloren, so dass nur Urodelen und Anuren in Betracht kommen. Die frühere Beziehung zur Vordergliedmaße behält der primäre Schultergürtel bei, und bleibt der Träger des Armskelets, wie er bei den Fischen jener der Brustflosse war. Allein die im Armskelet in Vergleichung mit Fischen ausgesprochene Reduction, die nur ein einziges Skeletstück mit dem Schultergürtel articuliren lässt, verlangt von diesem Abschnitte des letzteren geringeren Umfang, als bei den Fischen bestand, und damit harmonirt auch die in der größeren Beweglichkeit der Verbindung sich äußernde höhere Ausbildung dieses Schultergelenks. Die Verbindungsstelle mit dem Armskelet wird durch eine den Gelenkkopf des Humerus aufnehmende *Pfanne* bezeichnet, indess bei Fischen hier in der Regel Vorsprünge bestanden; diese Pfanne theilt den primären Schultergürtel in zwei Abschnitte, beide als bestimmtere, in die einzelnen Classen unter verschiedenen Modificationen übergehende Skelettheile, und durch selbständige Verknöcherung allmählich in discrete Skeletelemente sich auflösend.

Der dorsale Abschnitt bleibt einfach; man bezeichnet ihn als *Scapula*, der ventrale stellt das *Coracoid* vor, *welch beide Theile immer aus einheitlicher Knorpelanlage hervorgehen*, wie die schon bei den Fischen aufgetretenen homologen Skelettheile. Darin kommt der bei den Selachiern erscheinende einheitliche Schulterknorpel wieder zum Vorschein, aber in so fern vereinfacht, als die zu Hohlraum-

bildungen führenden Canäle in jener Complication nicht mehr vorhanden sind. Doch besteht ein Durchlass an der Wurzel des Coracoid, welcher auch noch bei Reptilien erhalten bleibt. Beide Knochen des Schultergürtels nehmen aber an der Articulation mit dem Gliedmaßenskelet Theil, wie wir dieses schon bei Fischen gesehen haben.

An den beiden mehr oder minder im Winkel zu einander gestellten, und damit die Bogenform des Gliedmaßengürtels wiederholenden Knochen tritt eine Verbreiterung in distaler Richtung von der Gelenkpfanne auf. Scapula und Coracoid bilden breite, gegen den Gelenktheil sich verschmälernde Platten. Dieses steht mit der an ihnen stattfindenden Ausbildung von Muskelursprüngen im Zusammenhang, und diese entstand wieder mit der größeren Freiheit der Gliedmaße, welche in jener Muskulatur den theils für den Schultergürtel coordinirte Bewegungen leistenden, theils der freien Gliedmaße zu Bewegungen dienenden Apparat empfing.

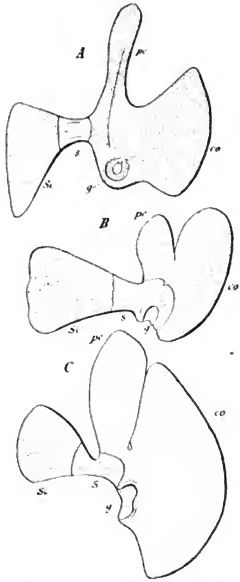
In der Deutung der Skelettheile des Schultergürtels der Stegocephalen bestehen divergente Auffassungen. Die Clavicula bezeichnet ZITTEL (Paläontologie. Bd. III) als Seitenplatte des Episternum, was thatsächlich nicht unrichtig ist, wenn damit nicht zugleich die Beziehung zu einer Clavicula, welche ZITTEL in dem von CREDNER als Scapula bezeichneten Knochen sucht, ausgeschlossen wäre. Diese Scapula (CREDNER) ist aber der von mir als *Cleithrum* gedeutete Theil, und für eine Scapula gäbe es noch keine Ossification, da der von ZITTEL als solche bezeichnete Knochen viel eher einem Coracoid entspricht.

Die Veränderung der clavicularen Elemente der Fische, wie sie vor Allem in dem Verschwinden des Cleithrum sich ausdrückt — wir begegnen diesem Skelettheile nur noch einmal, im Plastrum der Chelonier —, muss im Zusammenhange mit der Umgestaltung der gesammten Gliedmaße aufgefasst werden. Das bei den Fischen den primären Schultergürtel tragende Cleithrum wird durch die Ausbildung des ersteren und die *Verlegung der Stütze auf die ventrale Körperregion vermittels des Sternums* außer Bedeutung gesetzt. Da hiermit zugleich die Lösung des Schultergürtels vom Kopfskelet erfolgt, ein Vorgang, welcher bei Ganoiden noch nicht begonnen hat, bei Dipnoern sich noch nicht vollständig vollzog, bei den Amphibien perfect ward, so wird in der Ausbildung ventraler Skelettheile des Schultergürtels, sowohl innerer als äußerer (dermaler), eine *Compensation* geboten, die dann für alle tetrapoden Wirbelthiere eine, wenn auch vielfältig modificirte, doch allgemein zur Geltung kommende Einrichtung hervorgehen lässt. Die einzelnen in diesem sehr verwickelten Vorgange waltenden Factoren sind nur zum Theil genauer bestimmbar. Im Großen und Ganzen ist aber ihr Ausgangspunkt in der an der freien Gliedmaße gegebenen Umgestaltung zu suchen, die wieder in der wohl gleichfalls nur successive erlangten terrestren Lebensweise zu suchen ist.

Hinsichtlich des speciellen Verhaltens des Schultergürtels bei den lebenden Amphibien stehen Urodelen und Anuren wieder in Divergenz zu einander und begründen damit die weite Entfernung vom primitiveren Verhalten, denn in beiden Abtheilungen bestehen Veränderungen jeweils verschiedener Art, die nur durch die Vergleichung den primitiven Ausgangspunkt erkennen lassen. Den *Urodelen* kommen im Ganzen einfachere Zustände zu, in so fern der größte Theil des Schultergürtels sich knorpelig erhält. Wir müssen uns aber hüten, darin einen niederen Befund des gesammten Schultergürtels zu sehen. Bei den meisten ist an der *Sca-*

pula eine Ossification entstanden (Fig. 304 *s*), welche den größeren Theil als knorpeliges *Suprascapulare* erscheinen lässt. Diese Verknöcherung bleibt bald auf die Scapula beschränkt (*A*), entfernt von der Pfanne des Schultergelenkes (*g*), bald rückt sie gegen diese vor (*C*) oder sie umfasst sie mit (*B*) und erhält damit auch Ausdehnung gegen das Coracoid.

Fig. 304.



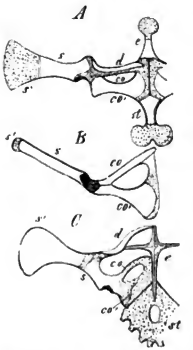
Rechter Schultergürtel von Urodelen: *A* Menobranchus lateralis, *B* Salamandra maculosa, *C* Cryptobranchus japonicus. *S* Scapula. *Sc* Suprascapulare. *co* Coracoid. *pc* Procoracoid. *g* Schultergelenkpfanne.

Ob der distal verbreiterte Theil des Cleithrum der Stegocephalen sich gegen die Scapula erstreckte, vielleicht in deren Ossification aufgenommen wurde, kann nicht entschieden werden. Das mit der Scapula aus einheitlicher Anlage entstandene Coracoid zeigt sich in mächtiger Entfaltung, die ihm wohl schon bei Stegocephalen zukam.

Es sendet nach vorn zu einen bei den Ichthyoden schlankeren, bei den Derotremen und Salamandrinen breiteren Fortsatz (Fig. 304 *pc*), das *Procoracoid*, welches dem Acromion der Anuren entsprechen soll (Eisler). Mit dem Coracoid steht es auch durch eine die Incisur zwischen beiden schließende Membran in Zusammenhang, welche in das Perichondrium übergeht. Zuweilen besteht auch eine knorpelige Überbrückung der Incisur. *Aus all diesem ergiebt sich die Zusammengehörigkeit von Coracoid und Procoracoid:* die Entstehung beider aus einer ursprünglich einheitlichen Coracoidplatte, in der eine Durchbrechung, ein Fenster entsteht, welches zur Incisur sich gestaltet. Da wir die Fensterung noch bei Anuren treffen und eine einheitliche Coracoidplatte auch noch bei Reptilien (Lacertiliern) bestehen sehen, wird jene Deutung nicht zu bestreiten sein. Wir müssen also im Bestehen eines Procoracoid einen bereits nicht mehr primitiven Zustand erblicken, wie ja auch bei der Vergleichung mit Stegocephalen durch gänzliches *Fehlen aller vom Hautskelete aus dem Schultergürtel zugetheilten Knochen* eine weite Entfernung bekundet wird. Der Mangel solcher, für die ventrale Festigung des Schultergürtels wirksamer Gebilde wird außer durch das Sternum auch durch die Übereinanderlagerung der beiderseitigen Coracoidplatten aufgewogen. Dies geschieht derart, dass die rechte sich hinter die linke schiebt, wobei jede mit ihrem hinteren Rande in einen

tiefen Falz des knorpeligen Sternum eingreift (Fig. 306). Die Ossification des Coracoid ist nur selten erhalten geblieben (Siren). Sie bildet dann eine bereits vom hinteren Rande in den Knorpel greifende Platte, deren Form mit dem bei Stegocephalen als Coracoid (CREDNER) gedeuteten Stücke völlig übereinkommt.

Fig. 305.

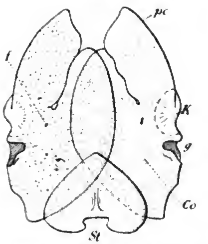


Schultergürtel: *A* vom Frosch, *B* von einer Schildkröte, *C* von einer Eidechse. *s* Scapula. *s'* Suprascapulare. *co* Procoracoid. *co'* Coracoid. *cl* Clavicula. *e* Episternum. *st* Sternum. Die knorpeligen Theile sind durch Punktirung unterschieden.

Wir dürfen aus diesem Verhalten schließen, dass das Fehlen dieser Ossification bei der Mehrzahl lebender Urodelen aus einer Reduction entstand, welche bei den letzteren sich manchmal (Salamandra) in einer dem Pfannentheil des Coracoid zukommenden, in anderen Fällen der Scapula angeschlossenen Ossification bekundet (Fig. 304 *B*).

Der bei den Anuren ausgeprägte Fortschritt der Ausbildung knüpft nicht direct an die lebenden Urodelen an. Am dorsalen Abschnitte hat die knöcherne Scapula meist einen bedeutenderen Antheil und ist auch immer an der Pfannenbildung betheiligt. Der Suprascapularknorpel erhält gegen die Scapula Beweglichkeit und ist nicht nur in der Regel verkalkt, sondern kann auch streckenweise einen Knochenbeleg erhalten. Die primitive Coracoidplatte ist von einem Fenster durchsetzt, welches einen hinteren beiteren Abschnitt als *Coracoid* von einem vorderen schmäleren dem *Procoracoid* trennt, beide durch den Epicoracoidknorpel verbunden. Während dem Coracoid allgemein die selbständige Ossification erhalten ist, verschieden von den Urodelen, bleibt Epicoracoid und Procoracoid im Knorpelzustande, wenn sie auch meist verkalkten. In gleicher Art wie bei den Urodelen schieben sich bei einer großen Anzahl von Anuren die knorpeligen Epicoracoidplatten über einander und das Coracoid fügt sich median dem Sternum an. Mit dieser Function harmonirt sowohl die Ossification, als auch das bedeutendere Volum des Coracoid. Aus der medianen Überlagerung der Epicoracoidknorpel (Bombinator, Pseudes etc.) geht ein medianer meist vorn beginnender Zusammenschluss hervor (Bufo), welcher endlich die ganze mediane Verbindung ergreift, womit die Überlagerung schwindet (Rana, Pipa). Stellenweise kann es auch zu einer völligen Synchondrose kommen, die man früher auf ein Sternum

Fig. 306.



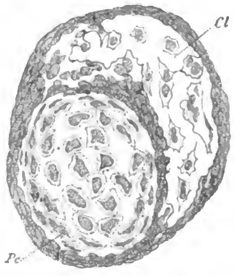
Schultergürtel mit Sternum von Cryptobranchus japonicus. *pc* Procoracoid. *Co* Coracoid. *f* Foramen coracoideum. *g* Gelenkpfanne. *K* Ossification. *St* Sternum.

bezog, bis ich den medianen Knorpel dem Coracoid angehörig nachwies. Durch den medianen Zusammenschluss wird dem Schultergürtel eine erhöhte Festigung, die dem Sternum eine verschiedengradig sich darstellende Reduction gestattet.

Das zwischen Coracoid und Procoracoid befindliche Fenster ist von der gleichen Membran abgeschlossen, wie die ihm homologe Incisur bei den Urodelen. Die beiderseitigen Fenster können aber auch unter Schwinden der betreffenden Epicoracoidumrahmung median zusammenschließen (Dactylethra). Trotz allen diesen Veränderungen ist doch in der Erhaltung einer *Clavicula* ein niederer Zustand repräsentirt und zwar ein solcher, welcher verbietet, in den lebenden Urodelen Vorfahren der Anuren zu sehen. Diese haben bewahrt, was jene spurlos verloren. Die bei Stegocephalen noch als Hautknochen sich darstellende Clavicula hat bei Anuren ihren Zusammenhang mit dem Integument aufgegeben, und ist, in tieferer Lage erscheinend, dem Procoracoid zugesellt. Sie umgiebt als Halbrinne jenen Knorpeltheil und erstreckt sich vorn am Epicoracoid beginnend bis zum Gelenktheil des Schultergürtels, wobei sie scapulawärts mit einer meist leichten Aufkrümmung an einem dort befindlichen Vorsprunge des Knorpels endet (Fig. 305 *B*, *cl*).

In diesem Zustande ist die Clavicula *noch kein perichondraler Knochen*, wie Neuere irrig behaupten, sondern lässt ihre Selbständigkeit noch erkennen. *Denn während bei der perichondralen Knochenbildung das Knochengewebe unmittelbar dem Knorpel aufgesetzt wird*, so dass es den letzteren direct umschließt, *findet sich hier noch eine Gewebsschicht dazwischen*, wie aus der nebenstehenden Fig. 307 zu ersehen ist. Wir treffen da die knöcherne Clavicula (*Cl*) und das knorpelige Procoracoid (*Pc*), beide noch in Selbständigkeit, die nur dadurch modificirt erscheint, dass die Clavicula das Procoracoid als Rinne umfasst. Aber die trennende Gewebsschicht ist für die richtige Deutung dieser Theile nicht außer Acht zu lassen. Sie drückt die Selbständigkeit beider Theile viel schärfer aus, als die Umschließung der beiden an einander gelagerten Skelettheile noch von einer gemeinsamen Gewebsschicht eine Zusammengehörigkeit bekundet. Denn eine solche gemeinsame Umhüllung besteht überall da, wo Organe, selbst sehr verschiedener Herkunft, an einander zu liegen kommen. Über das Nähere des histologischen Vorganges s. S. 206 ff. Die Clavicula zeigt sich in der Ausdehnung auf dem Procoracoid sehr verschiedenen Umfangs. Bei manchen Anuren bleibt es bei der Anlagerung, wobei das Procoracoid noch in seiner ganzen Länge erhalten ist, ventral und vorn mehr, dorsal weniger bedeckt (Rana, Bufo). Bei anderen kommt eine

Fig. 307.



Querschnitt durch Procoracoid und Clavicula einer älteren Larve von Rana. (Nach GOETTE.)

bedeutendere ja sogar eine völlige Umschließung des Procoracoid zu Stande, und im letzteren Falle wird der Knorpel zerstört (GOETTE). So gelangt ein als Hautknochen entstandener Skelettheil zu einer Verbindung mit dem inneren knorpeligen Skelet, und bemächtigt sich eines Theiles desselben, des Procoracoid.

Den zuerst von mir unterschiedenen und als *Procoracoid* bezeichneten Theil hat später W. K. PARKER Präcoracoid benannt, was theilweise Eingang gefunden hat. Ich muss meine Benennung jener hybriden Wortbildung vorziehen.

Mit der Entfaltung der Scapula steht das *Suprascapulare* in einem compensatorischen Connex, indem es bei Verkürzung der Scapula einen sehr umfänglichen Skelettheil bildet (Pipa, Dactylethra). Wenn man auch das Suprascapulare (Fig. 305 *A, ss*) zu unterscheiden pflegt, so darf damit kein besonderer Skelettheil gemeint sein, und noch weniger kann man ihn mit den Abgliederungen des Schulterknorpels der Selachier und Störe in directe Beziehung bringen. Er bleibt immer ein Theil der Scapula.

Meiner Deutung des Schultergürtels der Amphibien trat zuerst GOETTE entgegen, indem er, die *Clavicula* als eine perichondrale Ossification des von mir als Procoracoid erklärten Abschnittes des knorpeligen Schultergürtels auffassend, mit der knorpeligen Unterlage zusammen als Clavicula ansah (Entw. der Unke. S. 471, 617, und Arch. für mikrosk. Anat. Bd. XIV). Die Unterscheidung eines »Procoracoid« ist GOETTE zufolge nicht nur nicht nothwendig, sondern beruht auch auf irriger Deutung. WIEDERSHEIM ist ihm darin gefolgt, indem er auch das knorpelige Procoracoid der Urodelen geradezu als Clavicula angiebt (s. dessen vergl. Anat. der Wirbelthiere [2. Aufl.] und Schultergürtel). Er nimmt diesen knorpeligen Zustand als den ursprünglichen, da ihm die Urodelen auch in diesem Punkte als die primitiveren gelten, also hier bestände eine völlig »knorpelige Clavicula«, nachdem sie bei Fischen ausschließlich knöchern war (!). Dieser Irrthum ließ ihm dann noch die Clavicula der Fische mit »prochondralem Gewebe« entstehend betrachten, wie wir bereits oben widerlegt haben.

Dass die Clavicula der Amphibien nicht wie eine periostale resp. perichondrale Verknöcherung auf einem Knorpel erscheint, hat übrigens GOETTE recht gut beobachtet. Ich verweise nur auf dessen Fig. 48 (Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XIV), welche oben copirt ist, wobei die Vergleichung mit der vom Coracoid gegebenen Fig. 47 die volle Differenz des Verhaltens klar vor Augen legt. Während beim Coracoid die Knochenschichten den Knorpel *unmittelbar* überziehen, ist die dem Procoracoid einseitig angelagerte knöcherne Clavicula durch mehrfache indifferente Gewebslagen von ersterem *geschieden*, und es ergiebt sich hier ganz zweifellos, dass es sich um *zwei differente Skelettheile* handelt. *Die Clavicula hat also bei den Amphibien den bei den Fischen erworbenen Charakter noch keineswegs eingebüßt*, und ist, wie sehr sie sich auch dem knorpeligen Procoracoid anschmiegen oder dasselbe in sich aufnehmen mag, doch noch ein selbständiger Skelettheil des Schultergürtels geblieben. Um dieses zu erkennen, bedarf es nur der Prüfung jener beiden GOETTE'schen, sehr sorgfältigen Abbildungen, welche von mir im allgemeinen Abschnitte als Figg. 105, 107 reproducirt sind. Ein schärferes ins Auge fassen der Osteogenese hätte GOETTE bei der Richtigkeit seiner Beobachtungen leicht den Irrthum vermeiden lassen. Die Clavicula wächst von außen her an ihrem ganzen Umfange, ihre Osteoblastschicht scheidet die Knochensubstanz nicht auf den Knorpel des Procoracoid, sondern außerhalb desselben beginnend auf die erste Ossification ab, welche dem Knorpel des Procoracoid keineswegs dicht anlagert, wie solches bei der Ossification des Coracoid sich trifft. Diese Unterscheidung wäre um so nothwendiger gewesen, als er mit seiner Deutung die meinige zu widerlegen ver-

suchte. Für die das *Coracoid* und *Procoracoid* betreffenden Fragen kommt noch der oben erwähnte bei Urodelen wahrgenommene Befund in Betracht. GOETTE sah bei Menopoma auf einer Seite deren Coracoid und Procoracoid in terminaler Knorpelverbindung (Epicoracoid), und WIEDERSHEIM giebt, solches bestätigend, auch für Siren Ähnliches an, bei welchem auch ich es beobachtete. Daraus entsteht die Frage, ob in diesen vereinzelten Vorkommnissen eine bloße Variation, wie ein Versuch zu den bei Anuren gegebenen Befunden vorliege, oder ob ein atavistischer Zustand gegeben sei. Diese Frage ist zu beantworten. Indem wir die Fensterbildung bei den Anuren als etwas Erworbenes betrachten müssen, wie alle solche Fenster es sind, wird in jenem Verhalten einiger Urodelen eher ein Rückschlag auf einen primitiveren Zustand zu erkennen sein. Diese Annahme bildet zugleich eine Brücke zu den Reptilien, deren Coracoidbefunde durchaus unvermittelt wären, wenn wir nicht Zustände, wie sie bei den Anuren sich erhielten, als Ausgangspunkt nähmen, und für welche man aus deren an Wirbelsäule und Hintergliedmaßen eingetretener Veränderung doch nicht von vorn herein sämmtliche Organisationsverhältnisse als weiter vorgeschritten betrachten darf. Indem ich somit den Schluss: weil die Anuren von Urodelenformen abstammen, besitzt auch der Schultergürtel der Urodelen die niederen Verhältnisse, nicht zulasse, muss ich die terminale Gabelung des primitiven Coracoid (des Coracoid und Procoracoid) *als Ausgangszustand* für diesen Theil des Schultergürtels aller Amphibien zurückweisen, da es durchaus nicht als ausgeschlossen betrachtet werden kann, dass ein früherer Befund in einem einheitlichen Coracoid, wie wir es bei Fischen sehen, bestand, und dass mit dessen Breitezunahme eine Durchbrechung in der Mitte erfolgte, durch welche das Procoracoid, dem die Clavicula sich anschloss, eine Sonderung vom übrigen Coracoid erhielt. Die Ausdehnung jener Lücke bis zum Rande ließ das regelmäßige Verhalten der Urodelen entstehen. Bei den Anuren dagegen wären durch verlangsamte Sonderung des Knorpels ontogenetische Stadien hervorgebracht, die dem phylogenetischen Gange nicht entsprächen, und der erst sehr spät erfolgende mediale Abschluss der Knorpelgabel wäre ein cänogenetischer Process. Vergleiche hierüber auch die Anmerkung im folgenden §.

Außer den oben angeführten Verschiedenheiten im Schultergürtel der *Anuren* bestehen noch zahlreiche andere, von denen manche von Bedeutung sind. Zunächst ergiebt sich am *Epicoracoid* eine große Volumschwankung. Bei Pipa sehr umfänglich, ist es bei anderen auf eine schmale Leiste reducirt (Otolophus), die auch unterbrochen sein kann (Dactylethra), so dass die beiderseitigen Fenster vereinigt sind. Coracoid und Clavicula mit Procoracoid erscheinen dann als divergirende Fortsätze. Würde die Clavicula fehlen, so ergäbe sich ein ähnliches Verhalten wie bei Anuren. Die verschiedenen Zustände der Umwachsung des Procoracoid durch die *Clavicula* sind von höchstem Interesse, weil sie lehren, wie aus der bloßen Anlagerung eines Knochens ein Aufgehen des unterliegenden Knorpels erfolgen kann (vergl. S. 209). Wenn hier dann der Knorpel schließlich, vom Knochen umfasst, seine Selbständigkeit verloren hat, ist ein neuer Skelettheil entstanden, *den man hier Clavicula heißen kann*. Nur ist nicht zu vergessen, dass, so lange der procoracoidale Knorpel noch nicht völlig umschlossen ist, ihm das Recht auf Unterscheidung bleiben muss, zumal er ja keineswegs immer von einer Clavicula in seiner Existenz beeinträchtigt wird (Urodelen).

Mit der Clavicula geht bei *engystomen Anuren* das Procoracoid verloren, und dann ist das Coracoid der einzige ventrale Bestandtheil des Schultergürtels. Dazu führen jene Befunde, welche die secundäre Clavicula sehr reducirt besitzen (Systoma).

Über den Schultergürtel der Amphibien siehe außer CUVIER, DUGÈS, W. K. PARKER (op. cit.), HOFFMANN (BRONN's Thierreich) und COPE (op. cit.): C. GEGENBAUR,

Untersuchungen z. vergl. Anat. II. Derselbe, Clavicula und Cleithrum. Morph. Jahrb. Bd. XXIII. A. GOETTE, Beiträge z. vergl. Anat. des Skeletsystems der Wirbelthiere. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XIV. A. SABATIER, Comparaison des ceintures et des membres ant. et post. dans la série des Vertébrés (Mém. de l'Acad. de Montpellier. Soc. des sc. XIX. 1880). R. WIEDERSHEIM, Gliedmaßenskelet (op. cit.).

Sauropsiden.

§ 140.

Die bei den Amphibien erworbenen Einrichtungen des Schultergürtels zeigen bei den Sauropsiden zum Theil ein an jene Befunde anknüpfendes Verhalten, zum Theil verweisen sie auf noch primitivere, wenigstens bei den lebenden Amphibien nicht mehr vorhandene Bildungen. Wir werden das nicht auffallend finden, nachdem wir erkannten, wie bei den Amphibien bereits eine bedeutende Divergenz besteht, die schon bei den fossilen, und nicht minder bei den lebenden zwischen Urodelen und Anuren sich bekundet. Aber die Grundlagen der Einrichtung bleiben dieselben, und ihre Modificationen ergeben sich auch hier in der Regel als Anpassungen an die von der Art der Locomotion beherrschte übrige Organisation.

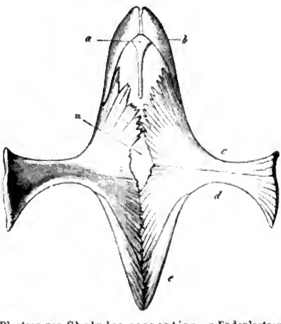
Bedeutender ist die in der Lage des Schultergürtels zum Rumpfe eingetretene Veränderung. Die bei den Amphibien begonnene Wanderung ist bei den Sauropsiden weiter fortgesetzt und bringt je nach der Länge ihres Weges sehr verschiedene Zustände hervor, welche vor Allem das Rumpfskelet beeinflussen. Bei Lacertiliern und Crocodilen verlief jener Weg über einen minder langen Abschnitt des Rumpfes, länger ist er bei Schildkröten und noch bedeutender bei manchen fossilen Sauriern, wie auch bei Vögeln, welch letztere in jener Beziehung selbst wieder nicht geringe Verschiedenheiten darbieten. Gänzlicher Verlust der Vordergliedmaßen zeichnet die Schlangen aus.

Ein eigenes, den übrigen Reptilien entfremdetes Verhalten besteht am Schultergürtel der Schildkröten und steht hier großentheils mit der Ausbildung eines Knochenpanzers in Beziehung. Eine zusammenhängende Knorpelanlage lässt drei von der Gelenkpfanne für den Humerus aus divergirende Stücke entstehen: das dorsale ist die Scapula, von den beiden ventralen ist das hintere das Coracoid, das vordere wird verschieden aufgefasst, ich unterscheide es als Procoracoid (vergl. Fig. 305 *B*). Das *Coracoid* zeigt in seiner selbständigen Ossification wie in seiner terminalen Verbreiterung, mit der es in ein knorpeliges Epicoracoid übergeht, sich nicht weit von den niederen Befunden entfernt. Wie bei Amphibien besteht auch bei manchen eine gegenseitige Überlagerung der Coracoidplatten (Sphargis) und am Schultergelenk findet es Verbindung mit den beiden anderen Stücken zuweilen noch durch Knorpel vermittelt (Chelonia). Die *Scapula* wird als cylindrisches Knochenstück an der Wirbelsäule mittels eines kurzen suprascapularen Abschnittes befestigt, in welchem auch eine Ossification auftreten kann (Emys). Die in jener Folge durch Verschwinden eines großen Theils der Schultermuskulatur geminderte Freiheit der Bewegung erklärt die

Reduction der Form. Das *Procoracoid* ist in seiner Continuität mit der Scapula jenem der Amphibien vergleichbar. Auch sonst bestehen noch entschiedene procoracoidale Beziehungen. Wir erkennen sie auch im Zusammenhange mit dem Coracoid. Von dessen knorpeligem Epicoracoid aus erstreckt sich eine Verlängerung nach vorn in ein zum Procoracoid tretendes Ligament. Dieses ist in manchen Fällen zum großen Theil *knorpelig*, und daraus ist zu schließen, dass hier ein Skeletzusammenhang bestand, und dass wahrscheinlich die Sonderung beider Theile durch eine Fensterbildung in einer ursprünglich einheitlichen Coracoidplatte entstand. Eine Membran bildet dann den Abschluss des Fensters. Sie ist unerklärbar, wenn man nicht von jener Vergleichung ausgeht.

Es ergiebt sich so bei den Schildkröten *ein auf die Befunde bei anuren Amphibien verweisendes Verhalten* des Schultergürtels. Coracoid und Procoracoid wurden durch ein Fenster geschieden, dessen medialer Knorpelabschluss sich mehr oder minder vollständig ligamentös umgewandelt hat. Zunächst fehlt es hierfür an jeder directen Erfahrung, sowie an vermittelnden Zuständen im Bereiche der lebenden Amphibien und Reptilien. Aber bei den *Stegocephalen* könnte ein Anschluss bestehen. Indem es kaum einem Zweifel unterliegt, dass das bei diesen vorhandene Episternum bei Schildkröten ins Plastron (Fig. 308 *a*) überging, dürfen die in lateralem Anschlusse ans Episternum bestehenden Elemente (*b*) des Plastron mit den Seitenplatten der Stegocephalen d. h. mit deren Claviculae verglichen werden. Als solche hat jene Plastrontheile auch HUXLEY bezeichnet. Im lateralen Anschlusse steht ein zweiter Knochen (*c*) (Hyoplastron), welcher ein *Cleithrum* vorstellen könnte, durch welches so wenig als durch die Clavicula mit dem primären Schultergürtel Verbindung erlangt ward. Aus dieser Erhaltung eines ganz primitiven Zustandes, als reiner Hautknochen, könnte auch die Richtung des lateralen Theiles dieses Knochens hinter die freie Gliedmaße zu verstehen sein. Ich gebe diese Deutung des clavicularen Apparates der Schildkröten nur mit allem Vorbehalte, als zum guten Theil begründbare Hypothese. Sie weist den Schildkröten eine weit tiefere Stellung an, als sie die übrigen Reptilien besitzen, und in dem Fortbestehen des Clavicularapparates als Hautknochen und der Erhaltung des Cleithrum spräche sich ein selbst bei den lebenden Amphibien überwundener Zustand aus.

Fig. 308.



Plastron von Chelydra serpentina. *a* Endoplastron. *b* Epiplastron. *c* Hyoplastron. *d* Hypoplastron. *e* Xiphiplastron.

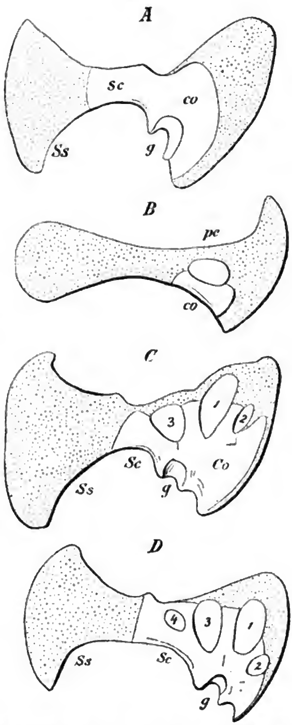
Die Fortsetzung des Epicoracoidknorpels in das zum Procoracoid ziehende Band hat GOETTE bestätigt, allein er sieht darin kein Zeugnis für einen ursprünglichen Zusammenhang des Epicoracoid mit dem Procoracoid, sondern hält sie als etwas Untergeordnetes, und kann demzufolge auch die zwischen jenen Knochen befindliche Lücke nicht als eine Fensterbildung gelten lassen, weil das Alles nicht während der Ontogenese entsteht, d. h. weil das als altes Erbstück im definitiven Zustande zum Vorschein kommt. Die Phylogenese wird auch hier nicht völlig recapitulirt! Es wird aber durch die Vergleichung ein Einblick in den phyletischen Gang gestattet. Dieser ergiebt die Nothwendigkeit der Ableitung jener Stücke von einer Fensterbildung, als späterem Zustande, welcher die bei manchen Sauriern noch einheitliche primitive Coracoidplatte zur Voraussetzung hat. Die ontogenetischen Befunde vermögen hier nur die Verschiedenheit der Einrichtung von anderen zu bestätigen, wie wir schon bei den Amphibien darlegten, während durch die Vergleichung nicht bloß die ontogenetischen Thatsachen Erläuterung erfuhren, sondern auch der Zusammenhang zwischen verschiedenartigen Organisationen Verständnis empfängt.

Eine sehr bedeutende und wieder in anderer Richtung sich geltend machende Differenzirung bietet der Schultergürtel der Lacertilier. Der einheitliche Schulterknorpel legt Scapula und Coracoid an, welches letztere bei der Mehrzahl der Eidechsen sich distal sehr verbreitert, und *damit im Allgemeinen jenes Verhalten realisirt, dessen alte Existenz wir bei Amphibien voraussetzen mussten.* Solchem Zustande begegnen wir auch bei den *Rhynchocephalen*, bei Palaeohatteria (CREDNER), wie bei Sphenodon (Fig. 309 *A*), aber auch bei schlangenartigen Eidechsen (Pygopus, Lialis [FÜRBRINGER]) hat er sich erhalten, während er bei anderen den Ausgangspunkt von Umgestaltungen abgiebt. Diese bestehen in dem Auftreten dünner Stellen in der Coracoidplatte, woraus die *Fensterbildung* sich ableitet. Bei manchen kommt es zu einer einzigen solchen Öffnung (Anguis, Chirotes) (Fig. 309 *B*). Dadurch wird an das Verhalten bei anuren Amphibien erinnert, und ebenso wie dort ist der hintere, breitere, die Verbindung mit dem Sternum vermittelnde Theil das secundäre *Coracoid*, welches sich auch durch die Ossification von dem vorderen, nicht ossificirenden Schenkel, den ich *Procoracoid* genannt hatte, unterscheidet. Das Coracoid läuft in eine Knorpelplatte (*Epicoracoid*, W. K. PARKER) aus, welche den distalen Zusammenhang mit dem Procoracoid vermittelt. Ähnlich verhalten sich auch noch Eidechsen mit ausgebildeten Gliedmaßen (Laemanctus, Stellio, Grammatophora), nur dass hier die Ossification des Coracoid sich auch auf das Procoracoid erstreckt. Mit dem bei der Mehrzahl der Eidechsen kleineren zweiten Fenster hinter dem ersten geht die Übereinstimmung mit dem Verhalten der Amphibien verloren, und es bildet sich ein neuer Typus des Schultergürtels aus, an welchem auch die Scapula theilnehmen kann. Der freie, meist in Bogen verlaufende Rand erhält sich meist knorpelig mit einem Theile der Umrahmung der Fenster und tritt zu dem Vorderrand der Scapula, während von der Gelenkpfanne aus der Knochen sich in die proximale Umrandung der Fenster erstreckt (Fig. 309 *C*). Der noch bei Anguis unterscheidbare Procoracoidknorpel hat seine Bedeutung eingebüßt, er bleibt aber noch in der zur Scapula gelangenden Knorpelleiste erkennbar. Durch die für Coracoid wie für

Scapula selbständige Verknöcherung wird das im Amphibienstamme erworbene, auch bei Schildkröten bestehende Verhalten fortgesetzt.

An der *Scapula* besteht die Sonderung in den knöchernen Gelenktheil und das knorpelig bleibende oder nur verkalkende *Suprascapulare*, an welchem eine ansehnliche Verbreiterung stattfindet. Die Trennung vom Coracoid bleibt in der Regel erhalten, aber eine Verbreiterung der Scapula gegen diese Verbindungsstelle zu lässt es hier gleichfalls zu einer Fensterung kommen, wobei die erste, bei den meisten einzige, Durchbrechung zwischen Scapula und Procoracoid, die zweite innerhalb der Scapula selbst liegt (Iguana). Das Verhalten zu knorpeligen Theilen von dieser Örtlichkeit ist denen ähnlich wie am Coracoid (vergl. Fig. 309 *D, 4*).

Fig. 309.



Rechter Schultergürtel von Sphenodon *A* und Lacertiliern, *B* von Anguis, *C* von Uromastix, *D* von Iguana. *Sc* Scapula. *Ss* Suprascapulare. *g* Gelenkpfanne. *co*, *Co* Coracoid. *1, 2, 3, 4* Fenster in demselben. *pc* Procoracoid.

Auch die *Clavicula* zeigt sich in ihrer Genese im Anschlusse an die Amphibienbefunde, indem sie wie bei Anuren rinnenförmig sich anlegt, aber dann kommt es zu einem Abschlusse der Rinne, ohne dass knorpelige Theile mit umschlossen werden (GOETTE). Sie liegt aber meist einer weiteren Strecke der Scapula an deren Vorderrand an, während sie fernerhin zu dem Procoracoid keine oder nur auf sehr kurzer Strecke bestehende Beziehungen mehr besitzt. Ihr verstärktes Ende schließt sich dem Episternum an. Bald tritt sie als leicht gekrümmtes Stäbchen auf (Fig. 305 *C,d*), bald ist sie breiter. So erscheint sehr häufig der episternale Theil (Cyclodus), der auch mit einer Durchbrechung versehen sein kann (Ascalaboten), indess bei anderen die Verbreiterung sich über die ganze Clavicula erstreckt. Die Ausbildung des episternalen Endes erscheint

als eine Fortsetzung des bereits bei Stegocephalen gegebenen Verhaltens, welches aus der alten Beziehung zum Episternum entsprang (vergl. Fig. 174 *C*, *Cl* und Fig. 302 *Cl*).

Die Verbindungsstelle der Clavicula mit der Scapula befindet sich bald am knöchernen, bald am knorpeligen Abschnitt derselben, und wird in der Regel durch einen Vorsprung ausgezeichnet. Derselbe war bereits bei anuren Amphibien vorhanden, und bezeichnet auch dort das Ende der Ausdehnung der Clavicula auf die Scapula. Ich unterscheide diese Localität als *Acromion* (Fig. 305 *A*).

Während durch diese Einrichtungen der gesammte Scapularapparat zu einem breiten Gürtel sich gestaltet, welcher besonders in der sternalen Verbindung der Coracoidstücke eine feste Stütze erhält, ergeben sich bei den *Chamaeleonten* einfachere Verhältnisse. Die verlängerte aber schmale Scapula trägt nur einen kurzen Suprascapularknorpel, und das kurze Coracoid entbehrt eines Procoracoids, wenn man nicht einen am knorpeligen Gelenktheil befindlichen Vorsprung als einen Rest davon ansehen will. Da auch eine Clavicula fehlt, könnte der coracoidale Apparat hier in einer Reduction befindlich beurtheilt werden, doch ist auch die Annahme eines Stehenbleibens für das Coracoid nicht von der Hand zu weisen.

Eine mehr an die niederen Zustände sich anschließende Zusammensetzung des Schultergürtels bieten die *Ichthyosaurier* und *Sauropterygier*, indem bei diesen nicht nur eine Clavicula bestand, sondern auch die mächtigen Coracoidplatten noch in einzelnen Fällen ein *knöchernes* Skeletgebilde vor sich liegen haben, welches wohl nur auf ein Procoracoid bezogen werden kann. Ein Fenster trennt es auch hier, wie in anderen Fällen, vom Coracoid (Nothosaurus mirabilis), während bei anderen an dieser Stelle ein auch an die Scapula angeschlossenes knorpeliges Procoracoid bestanden haben dürfte, wie aus dem Verhalten der Scapula hervorgeht (Ophthalmosaurus). S. hierüber H. G. SEELEY, Proc. Roy. Soc. Vol. LIV. S. 149, wo auch die übrige Literatur angegeben ist. Obwohl bei fossilen Formen über knorpelige Skelettheile, auch im günstigsten Falle, kein sicheres Urtheil zu gewinnen ist, so ist doch SEELEY's Deutung, zumal sie noch durch knöcherne Reste unterstützt wird, gut begründet. Wir erhalten dadurch für das *Procoracoid* einen neuen Gesichtspunkt, indem dasselbe unter Reptilien nicht nur eine größere Verbreitung zeigt, sondern auch in einem selbständigeren Zustande sich darstellt. Dieser Selbständigkeit können auch andere Zustände gegenüberstehen, wo das Procoracoid nicht gesondert, sondern von dem Coracoid nur durch eine Fensterbildung getrennt erscheint.

Bei *Lepidosauriern* war das Coracoid keine einfache Platte mehr, sondern besaß (Plioplatocarpus Marshii) einen, wie man annehmen darf, durch ein knorpeliges Epicoracoid zu einem Fenster abgeschlossenen Ausschnitt (DOLLO, Bull. Mus. roy. Hist. nat. T. I. Pl. 6).

Es kann aber aus solchen Befunden kein Einwand sich dahin erheben, dass das Procoracoid überhaupt nichts zu Unterscheidendes vorstellt, weil es mit dem primären Coracoid in continuirlichem Zusammenhang stehe. Es bietet eben verschiedene aus einander zu haltende Zustände, jenen der Sonderung und jenen, in welchem es keine Selbständigkeit besitzt.

Wenn es daher GOETTE bei den Eidechsen nur für eine durch die Fensterung der Scapula entstandene Spange ohne Bedeutung erklärt, so ist dagegen nur das zu erinnern, dass diese Spange sich doch anders verhält, als die zweite, welche das Coracoid bildet, wie oben von Anguis dargestellt wurde (vergl. auch Fig. 309). Die weitere Veränderung, die es unter näherer Ausbildung des Schultergürtels bei

anderen Eidechsen durch theilweise Ossification vom Coracoid aus erfährt, beweist nichts gegen die Berechtigung, es in den anderen Fällen zu unterscheiden.

Die Entstehung des gesammten Coracoid mit der Scapula aus gemeinsamer Anlage hindert uns doch nicht, beiderlei Bildungen aus einander zu halten, selbst wenn sie, wie es so oft der Fall ist, einen einheitlichen Knochen vorstellen. GOETTE ist auch in Widerspruch mit sich selbst gerathen, indem er bei den anuren Amphibien denselben Knorpelstreif, der bei Angnis von ihm dem Coracoid zugetheilt ist, und welchen ich als Procoracoid bezeichnete, für die Clavicula in Anspruch nimmt. Oder sollen das ganz differente Bildungen sein? Ist doch dasselbe Fenster zwischen jenen beiden Knochen (Coracoid und Procoracoid) vorhanden. Aber die Genese beider ist nach GOETTE verschieden. Bei den Anuren wächst der Knorpel »gabelförmig« aus, während er bei Eidechsen in der Coracoidplatte eine einheitliche Anlage besitzt. Genauer besehen ist aber diese letztere noch kein Knorpel, und die Verknorpelung erfolgt nach GOETTE erst später vom Gelenktheile des Schultergürtels aus. Sie erfasst auch, wieder nach GOETTE, nicht die gesammte Platte der Anlage, sondern lässt die Fenster frei. *Wo nur ein einziges Fenster besteht, muss doch die Knorpelfensterung temporär in jener Gabelform sich darstellen*, welche von GOETTE als etwas Besonderes, von dem Verhalten bei Eidechsen Abweichendes behauptet ward. Der Irrthum liegt darin, dass bereits knorpelig gesonderte Theile bei den einen mit der noch indifferenten Anlage der anderen in Vergleichung gezogen wurden, ohne zu berücksichtigen, dass die Knorpelsonderung bei den letzteren *in der gleichen Weise* wie bei den ersteren verläuft, und in beiden Fällen zu demselben Resultat führt.

Die in der Ontogenese der *Clavicula* der Eidechsen auftretende Rinnenform, welche allmählich den mit indifferentem Gewebe gefüllten Raum röhrenartig abschließt (GOETTE), leite ich von dem schon bei Amphibien Vorhandenen ab, von dem sie eine Weiterbildung vorstellt. Sie ist ein wichtiges Zeugnis für die Abstammung der Saurier-Clavicula von einem Zustande, der einmal dem Procoracoid angeschlossen war, wie bei Anuren. Dort legt er sich ja bereits als eine Halbrinne über dem Procoracoid an, angepasst an dessen Oberfläche (Fig. 307). Mit der bei Sauriern erlangten Entfernung vom Procoracoid bleibt jene Rinnenform in der knöchernen Anlage erhalten. Wenn aber GOETTE den Zusammenhang der geweblich noch indifferenten Anlage der Clavicula mit der gleichen des Suprascapulare als ein Hervorgehen der Clavicula aus der Scapula deutet, und für die erstere gleichfalls einen knorpeligen Zustand voraussetzt, so kann ich, auf den auch von GOETTE bestätigten Thatsachen fußend, jenen Deutungen nur entgegentreten. Eine Betheiligung von Knorpel ist hier ausgefallen (wie ja auch jener Autor keinen sah), denn die Clavicula hat sich hier von der Stätte entfernt, an der sie bei Anuren entsteht, dem Procoracoid, welches bei Lacertiliern von ihm frei wurde. Dass sie aber schon in der Anlage mit der Scapula (am Suprascapulartheil) zusammenhängt, ist nichts Auffallendes, denn sie bleibt ja damit in steter Verbindung, wie von Niemand bestritten ward. Sie hat bereits in der indifferenten Anlage die ihr später zukommende Lage. Die Ontogenese giebt desshalb auch kein Zeugnis für eine Wanderung der Clavicula vom Procoracoid nach vorn hin, aber sie hat ihren Zustand bewahrt in der oben bemerkten Rinnenform desselben Knochens, welcher durch die Vergleichung mit den Anuren erleuchtet wird, indem auch die Saurierclavicula phylogenetisch von einer auf dem Procoracoid entstandenen abzuleiten ist.

Die bis jetzt bekannten Thatsachen haben für den Aufbau der Lacertilier-Clavicula auf einer Knorpelanlage keine Begründung erbracht. Wenn GOETTE anführt, dass ein Fortsatz der Scapula (bei Chalcis) jene Knorpelanlage vorstelle, weil darauf die knöcherne Anlage sich erstrecke, so hat er doch nicht jenen »Fortsatz«

als »Knorpel« dargethan, und das was ihm als Anlage des Schlüsselbeins gilt, ist nichts Anderes als ein Streif indifferenten Gewebes, in welchem der »Schlüsselbeinknochen« in der oben geschilderten Art entsteht. Dass sich diese Anlage bis zur Scapula resp. dem Suprascapulare erstreckt, ist nichts Absonderliches. Das ist eben in der Ausdehnung gesondert, in welchem später die Clavicula resp. der sie darstellende Knochen erscheint. Während GOETTE noch mit Vorsicht verfährt, kommt WIEDERSHEIM auf einem anderen Wege zur Bestätigung der GOETTE'schen Genese der Clavicula aus einem »Auswuchse« der knorpeligen Scapula, und es gelingt ihm sogar, an der Schnittfläche eines und desselben Eidechsen-Embryo jenen Vorgang nachzuweisen, indem er die einzelnen Schnitte als Stadien zu betrachten scheint (op. cit. S. 230). Ob das aber Knorpel ist, was er als solchen darstellt, ist auch bei der »starken Vergrößerung« nicht zu ersehen, und wenn es solcher wäre, so würde GOETTE's Angabe und seine eigene damit in Widerspruch stehen, denn der fragliche Theil steht nach Ausweis der WIEDERSHEIM'schen Figuren (Fig. 175) in keinem *directen* Zusammenhang mit dem Knorpel der Scapula!

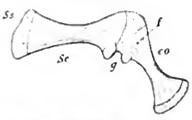
Die Rückbildung der freien Gliedmaße bei den *schlangenartigen Sauriern* hält auch deren Schultergürtel auf einem niederen Zustande, und das Coracoid ist hier häufig der einzige Knochentheil; zuweilen ist die Ossification auch auf die Scapula fortgesetzt. Wo die freie Gliedmaße gänzlich verschwand, kommt auch keine Gelenkpfanne zur Ausbildung (Fig. 309 *B*), und damit ist auch die Grenze zwischen Scapula und Coracoid verwischt. Die beiderseitigen Coracoidplatten können auch median verschmelzen (Ophisaurus), sie ergeben sich bei der in den einzelnen Gattungen fortschreitenden Reduction, wie sie FÜRBRINGER nachgewiesen hat, als die letzten sich noch erhaltenden Reste des Schultergürtels, kleine Knorpelstückchen (Acontias meleagris, Typhlosaurus aurantiacus).

M. FÜRBRINGER, Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den schlangenähnlichen Sauriern. 4. Leipzig 1870.

§ 141.

Die Vereinfachung des Schultergürtels, wie sie bereits innerhalb der Lacertilier bei Chamaeleonen sich zeigte, waltet auch bei den Crocodilen, bei denen eine verschmälerte Scapula ein an das Sternum sich stützendes Coracoid trägt. An der Scapula besteht noch ein knorpeliges Suprascapulare, aber von geringerer Ausdehnung als bei Eidechsen, und mehr dem fortschreitenden Längswachsthum als der Oberflächenvergrößerung der Scapula dienend. Das *Coracoid* ist zur Scapula im Winkel gestellt und bleibt ein discreter Knochen, wie bei den anderen Reptilien von einem Nerven durchsetzt. Auch ein unansehnlicher Epicoracoidknorpel hat sich erhalten, und ein lange knorpelig bleibender Vorsprung am Pfannentheil des Schultergürtels erscheint als *rudimentäres Procoracoid.* Die Annahme eines solchen verlorenen Bestandtheiles des Schultergürtels gründet sich aber nicht nur auf das noch bestehende Rudiment, sondern auch auf das Vorkommen eines ausgebildeten Procoracoid in einer höheren Abtheilung, wodurch das einstmalige Bestehen eines solchen in nicht allzusehr weit

Fig. 310.



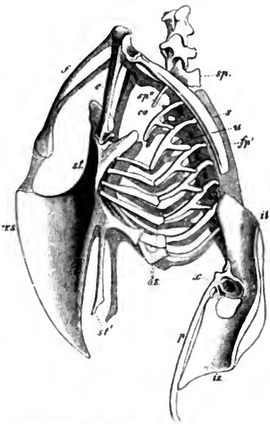
Rechter Schultergürtel von Alligator lucius. *Sc* Scapula. *Ss* Suprascapulare. *co* Coracoid. *f* Foramen coracoideum. *g* Schultergelenk.

entfernten niederen Abtheilungen zu einer Voraussetzung wird. Auch die noch den ältesten Formen (Belodon, Aetosaurus) zukommende und sich ähnlich wie bei den Rhynchocephalen verhaltende *Clavicula* ist bei den späteren verschwunden.

Eine Vereinfachung des Schultergürtels besaßen auch die *Dinosaurier*. Die wenig in die Breite und mehr in Länge sich erstreckende Scapula schließt sich wiederum an ein einfaches Coracoid von bald längerer, bald kürzerer Form. So contrastirt der Schultergürtel höherer Reptilien sehr bedeutend mit den niederen Abtheilungen, an denen nicht nur größere, meist auch in die Breite gehende Ausdehnung der Scapula, sondern auch eine mächtige Entfaltung des coracoidalen Apparates herrscht.

Dass den Crocodilen ein ausgebildetes Procoracoid ontogenetisch zukam, schließe ich aus einer Angabe Wiedersheim's, indem derselbe »einen scharfumschriebenen, medianwärts gerichteten Vorsprung der noch im Vorknorpelstadium befindlichen Scapula« beschreibt (Gliedmaßenskelet S. 234). Er hält ihn jedoch für das erste Auftreten der Clavicula, und will damit die »vollkommen wichtige Auffassung Goette's« bei Lacertiliern bestätigen, welcher bei diesen von einer Theilnahme von Knorpel nichts gesehen hat.

Fig. 311.



Thorax, Schultergürtel und Becken eines Carinaten. *st* Brustbein. *st'* Abdominalfortsätze desselben. *cr.s* Brustbeinkamm. *f* Schlüsselbein (Furcula). *c* Coracoid. *s* Scapula. *o.s* Ossa sternocostalia. *u* Processus uncinati. *sp* Dornfortsatz des ersten Brustwirbels. *sp''* untere Dornen. *co* Rippe. *fp'* verschmolzene Dornfortsätze. *il* Darmbein. *is* Sitzbein. *p* Schambein. *x* Pfanne des Hüftgelenks.

Von den bei den Reptilien bestehenden Befunden ist das Wesentliche auch auf die Vögel übergegangen, so dass sich bei diesen engere Anschlüsse finden. Der primäre Schultergürtel lässt in seinem dorsalen Abschnitt die *Scapula* entstehen, am ventralen das *Coracoid*, und dazu kommt noch eine Clavicula, welche mit der anderseitigen zu einem einheitlichen Skelettheile, *Furcula*, sich zu verbinden pflegt. Scapula und Coracoid, bei den Ratiten in einem sehr stumpfen Winkel vereinigt, bieten diese Verbindung spitzwinkelig bei den Carinaten (vergl. Fig. 311), in beiden Abtheilungen in Anpassung an die mit dem bei den ersteren verloren gegangenen, bei den letzteren ausgebildeten Flugvermögen veränderte Gesammtorganisation. Dieser Einfluss der locomotorischen Verhältnisse des Körpers besteht auch in anderen Befunden des Schultergürtels, vor Allem im Volum der Theile, welche bei den Ratiten eine Minderung erfuhren. Die bei den Carinaten persistirende Trennung von Coracoid und Scapula ist bei den Ratiten durch Synostose verschwunden, während bei Carinaten Faserknorpel, der

auch die Pfanne auskleidet, sie in einem gewissen Grade der Beweglichkeit zu einander erhält.

Die beträchtlich verschmälerte, leicht gekrümmte *Scapula* (Fig. 218 *s*) erinnert an jene der Crocodile und fossiler Saurier, wenn auch bei diesen noch eine größere Breitendimension besteht. Sie theilt sich mit dem Coracoid in die Gelenkpfanne, wobei dem letzteren die größere Portion zuzufallen pflegt.

Das die Verbindung mit dem Sternum vermittelnde und sternal verbreiterte Coracoid bildet unter den *Ratiten* bei Struthio eine breite, von einem Fenster durchbrochene Platte, an welcher der vordere Abschnitt, auch durch seine kürzere Dauer im Knorpelzustande (Sabatier) an niedere Befunde erinnernd (S. 486), das Procoracoid vorstellt. Bei anderen Ratiten stellt er nur einen kürzeren Fortsatz dar, von dem aus ein Band das verkleinerte Fenster abschließt (Rhea), oder das letztere kommt bei weiterer Reduction des Procoracoid ganz zum Verschwinden. Noch unbedeutender wird der Procoracoidvorsprung bei den *Carinaten*, bei welchen er oft gänzlich verkümmert ist. Dagegen kommt hier ein vom Coracoid ausgehender Vorsprung zur Ausbildung, das das Schultergelenk überragende *Acrocoracoid* (Fürbringer), dessen Rolle sehr charakteristische Verhältnisse bietet, indem er für einen Schultermuskel eine Sehnenrolle vorstellt. Die Mächtigkeit des Coracoid wechselt nach der Ausbildung des Flugvermögens, da in ihm der Schultergürtel seine kräftigste Stütze am Sternum empfängt. Wie in dem wenn auch noch unter den Ratiten erhaltenen Procoracoid ein Zeugnis für die verwandtschaftlichen Beziehungen zu Sauriern gegeben ist, so besteht ein solches noch in einer auch bei den Carinaten vorhandenen Durchbohrung des Coracoid in der Nähe von dessen Gelenktheil, wie dort einem Nerven Durchlass gebend.

Von dem gleichen Ausgangspunkte leitet sich endlich auch die *Clavicula* ab, indem sich wie bei den Lacertiliern ihre Knochenanlage erst rinnenförmig, dann zu einem Hohlcylinder gestaltet (Goette), und mit dem ersten Befunde noch auf weit zurückliegende Zustände verweist. Die schon bei den Eidechsen eingetretene Entfernung vom primären Schultergürtel ist aber bei den Vögeln noch weiter gediehen, und bald spannt sich der Knochen in weitem Bogen, bald tritt er in mehr geradem Verlaufe (Fig. 311 *f*) von der Schulter gegen das Sternum, wo er sich mit dem anderseitigen wohl durch Dazwischenkunft eines knorpeligen Skelettheiles (*Interclaviculare*, W. K. Parker) zur Furcula vereinigt.

Die Mächtigkeit dieses die Carinaten charakterisirenden Knochens und ebenso das Maß seiner Krümmung steht wieder mit dem Fluge in Connex, bei dessen Minderung er schwächer und gestreckteren Verlaufes wird, während ausgezeichnete Flieger ihn mit bedeutendem Bogen und von starkem Durchmesser besitzen. Wie aber die Furcula dadurch vom Coracoid sich entfernen mag, immer bekundet eine aponeurotische Membran, von diesem zu jener sich erstreckend, den ursprünglichen Anschluss des Knochens in seiner ganzen Länge an den primären Schultergürtel, und bezeichnet den Weg, den die Clavicula bis zur Furculabildung zurückgelegt hat. Wo sie bei Ratiten als Clavicularrest erhalten blieb, fügt sie sich dem Procoracoid an, bei Carinaten sitzt sie am Acrocoracoid oder auch noch an der Scapula.

Der ventrale Anschluss bei den Carinaten wird häufig durch einen Fortsatz der Furcula vermittelt, und geschieht an differenten Stellen der Crista sterni. Der Ausbildung der Furcula stehen viele Rückbildungen gegenüber, welche sämmtlich den ventralen Theil betreffen. Mit dem Verluste des medianen Fortsatzes beginnen sie und führen zu einer Auflösung des Verbandes (manche Papageien und Eulen). Ein weiter gehender Schwund wird ersetzt durch ligamentöse Bildungen (viele Papageien, unter den Ratiten Dromaeus und Casuarius, bei letzterem synostosirt das Clavicularudiment mit dem Coracoid). Endlich ist sie bei den übrigen Ratiten und wenigen Carinaten (einige Papageien) gänzlich verloren gegangen.

Das Bestehen eines ausgebildeten *Procoracoid* bei Struthio erklärt nicht nur die rudimentäre Bildung jener Theile bei den anderen Ratiten, sondern gestattet auch die Rückschlüsse auf die bei Dinosauriern und Crocodilen bestehenden Einrichtungen, in so fern dort das Coracoid im Wesentlichen ähnlich wie bei Ratiten mit rückgebildetem Procoracoid erscheint. Dadurch geht für das Procoracoid eine ursprünglich weite Verbreitung hervor, und es erscheint in höherer Bedeutung, als die bloße Berücksichtigung seines ausgebildeten Zustandes es zulässt.

Für die *Clavicula* der Vögel ist die Betheiligung von Knorpel an deren Genese noch ein Controverspunkt. Von mir ward ein Knorpelstreif in der Anlage beobachtet, und W. K. PARKER giebt gleichfalls Knorpel am Aufbau theilnehmend an, während nach GOETTE die Ossificirung ohne jeglichen Knorpel stattfindet. Ich habe keinen Grund, die Richtigkeit dieser Wahrnehmung zu bestreiten, da sie für einen großen Theil der Clavicula gelten kann, ohne dass dadurch eine Theilnahme von Knorpel, etwa an den Enden, ausgeschlossen ist. Ob solcher Knorpel, wie er von PARKER mit der Scapula im Zusammenhang dargestellt wird, dem bei den Carinaten nicht zur Ausbildung gelangenden Procoracoid entspricht, so dass auch noch bei den Vögeln eine claviculäre Beziehung des letztgenannten Skelettheiles bestände, und ob damit das Verschwinden des Procoracoid bei den Carinaten im Zusammenhang steht, ist unermittelt, und eben so ist noch ungewiss, woher das *Interclaviculare* stammt. Seine Ableitung von einem distalen Procoracoidreste ist nicht unwahrscheinlich.

Über den Schultergürtel der Sauropsiden: GEGENBAUR (op. cit.), W. K. PARKER (op. cit.), SABATIER (op. cit.), GOETTE (op. cit.). C. K. HOFFMANN, Bijdrage tot de Kennis der Morphologie van den Schoudergordel. K. Acad. d. Wiss. Amsterdam. Natuur. Verhand. Deel XIX. WIEDERSHEIM, Gliedmaßengürtel. Wichtigstes Werk: M. FÜRBRINGER, Morphologie und Systematik der Vögel. I. Amsterdam (Jena) 1888.

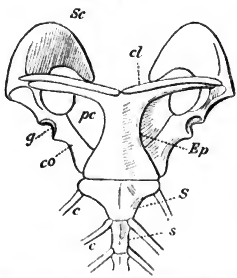
Säugethiere.

§ 142.

Bei der Betrachtung des Schultergürtels der **Säugethiere** treten manche Übereinstimmungen mit jenem der Reptilien hervor, welche jedoch bei näherer, allseitiger Prüfung einen directen Anschluss an jene nicht zur vollen Begründung gelangen lassen. Auch in der Lage zum Rumpfe ergeben sich an Reptilien (Crocodile und Lacertilier) erinnernde Verhältnisse, die bei den Säugethieren zu sehr constanden Befunden geworden sind. Die *Promammalia* (*Monotremen*) bieten die am tiefsten stehenden Einrichtungen, in so fern sie noch nicht durch Umbildung und Rückbildung das bei den übrigen Säugethieren herrschende Verhalten empfingen.

Die *Scapula steht hier an ihrem Pfannentheile mit einem Coracoid in Zusammenhang*, welches sich gegen das Sternum stützt. Bei Ornithorhynchus stark gekrümmt, bei Echidna mehr verbreitert, bietet die Scapula an ihrem Vorderende einen die Clavicula aufnehmenden, besonders bei Ornithorhynchus sehr starken Vorsprung, das *Acromion*, welches wir schon bei Eidechsen im Beginne trafen. Es setzt sich aufwärts in eine laterale Umbiegung des vorderen Scapularandes fort. Dem Coracoid ist nach vorn hin ein zweiter länger knorpelig bleibender Knochen angeschlossen, welcher nicht das Sternum erreicht, sondern sich hinter dem Episternum mit dem anderseitigen kreuzt. Er ward als *Epicoracoid* unterschieden (CUVIER), während er von Neueren als *Procoracoid* (Fig. 312 *pc*) aufgefasst wird. Ob nicht die erstere die Beziehung der Lage und zugleich den Hinweis auf niedere Verhältnisse ausdrückende Auffassung vorzuziehen sei, betrachte ich als eine wohl durch die Ontogenese zu lösende Frage.

Fig. 312.



Schultergürtel und vorderer Abschnitt des Sternums von Ornithorhynchus. *Sc* Scapula. *co* Coracoid. *pc* Procoracoid. *g* Gelenkpfanne. *cl* Clavicula. *Ep* Episternum. *S*, *s* Sternum. *c* Rippen.

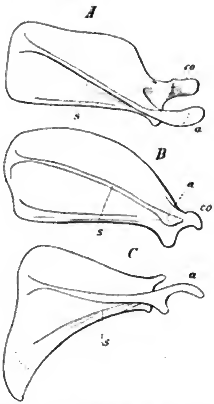
Die *Clavicula* erscheint als wenig voluminöser Knochen, welcher von dem Acromion aus mit leichter Krümmung zu dem auch als »Interclavicula« gedeuteten episternalen Skeletgebilde (*Ep*) sich erstreckt, und diesem aufgelagert endet. Liegt auch darin wieder eine auf Saurier verweisende Einrichtung, so wird doch diese Übereinstimmung nicht auf directe nähere Beziehungen zu begründen sein. Aber außer der Lage ist es auch der Aufbau, wodurch niedere Zustände sich aussprechen. Wir kennen an der Clavicula der Monotremen keine knorpeligen Theile, und sind dadurch für jetzt zu dem Schlusse berechtigt, dass die Clavicula wie bei Amphibien und Reptilien entsteht, und dadurch von jener der echten Mammalia sich unterscheidet.

Für die echten *Mammalia* sind bedeutendere Veränderungen aufgetreten, *indem das Coracoid die sternale Verbindung aufgiebt*, und der dann nur durch die Clavicula mit dem Brustkorbe verbundenen Scapula *größere Freiheit der Bewegungen gestattet*. Dadurch kommt auch der freien Gliedmaße eine viel bedeutendere Actionsfreiheit zu, als sie unter der festen Fügung des Schultergürtels an den Thorax besitzen konnte.

Die Form der *Scapula* nähert sich jener der Reptilien, ist aber durch das Auftreten neuer Theile nicht unwesentlich davon verschieden. Durch eine Verbreiterung des Vorderrandes, der sich dabei in einen Fortsatz auszieht, wird bei den Monotremen (Ornithorhynchus) die Andeutung einer Spina scapulae gegeben, deren vorspringendes Ende das bei den Lacertiliern wie bei anuren Amphibien

das direct von der Scapula sich erhebende Acromion vorstellt. Sowohl die Bildung der Spina als auch die Verbreiterung der Scapula steht mit der Muskelsonderung im Zusammenhange. Bei den übrigen Säugethieren ist der laterale Rand jener breiten Kante in eine bedeutendere Leiste entwickelt, welche durch die Ausbildung auch des medianen Randes in eine vorspringende Knochenplatte als *Spina scapulae* eine *Fossa supra-* und *infraspinata* (Fig. 313 *s*) unterscheiden lässt. Immer entwickelt sich das Vorderende der Spina zu einem *Acromialfortsatz*, an dem die Clavicula articulirt, so dass seine Ausbildung mit dieser in Connex steht. Aus Anpassungsverhältnissen an die verschiedenartigen Leistungen der Vorderextremität gehen mancherlei Modificationen des Schulterblattes hervor, von denen die Verbreiterung seines dorsalen Endes (Basis scapulae), mit einer Ausbildung der Rollmuskulatur des Humerus in Connex stehend, zu der Primaten-Form leitet.

Fig. 313.



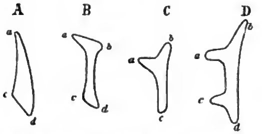
Scapulae von Säugethieren: *A* von Phascolomys fossor, *B* von Canis domesticus, *C* von Dasypus longicauda. *s* Spina scapulae. *a* Acromion. *co* Coracoidfortsatz.

Das *Coracoid* hat seine ursprüngliche Bedeutung verloren und wird auf einen meist unansehnlichen, vor der Gelenkpfanne entspringenden Fortsatz der Scapula (*Processus coracoides*) reducirt (Fig. 313 *co*). In seltenen Fällen (wie ich bei Mus und bei Sorex fand) persistirt auch das Sternalende des Coracoid als ein dem Manubrium sterni jederseits ansitzendes Knorpelstück fort. In seiner selbständigen Ossification kann noch ein Rest des primitiven Zustandes erblickt werden. Der scapulare Coracoidrest betheiligt sich zwar gleichfalls noch an der Bildung der Gelenkpfanne, allein auch diese Beziehung tritt zurück, *und so wird die Scapula zum ausschließlichen Träger der vorderen Extremität.* Auch an dem Reste des Coracoid äußert sich die ursprüngliche Selbständigkeit durch das Vorkommen eines besonderen Knochenkernes, bis mit der vollständigen Verknöcherung die Verschmelzung mit der Scapula eintritt. Verschiedene Grade der Rückbildung fehlen ihm auch hier nicht; zu den Säugethieren mit bedeutendster Reduction gehören viele Carnivoren und die Ungulaten u. a. m. Ob eine an der Pfannenbildung betheiligte Ossification an der Wurzel des Coracoid auf jenes *Procoracoid* sich beziehe (SABATIER, HOWES) oder das letztere im Procoracoid vorliege (EISLER), ist unsicher.

Die Reliefverhältnisse der Scapula, welche wir ebenso wie deren Umfang mit den Muskelbefestigungen in Zusammenhang brachten, zeigen sich schon bei Ornitho-

rhynchus und Echidna sehr verschieden. Wenn wir an der bei Echidna primitivsten Scapularbildung nach der Lage zum Körper den Vorderrand zum Ausgange nehmen, so ist dieser bei Ornithorhynchus, wie schon oben bemerkt, verbreitert, und es ist jetzt der Anfang zu einer Spina gemacht (vergl. Fig. 314 *A*, *B*), welche aus dem ursprünglichen Vorderrande (*a*) entsteht, während der Vorsprung *b* sich zum Coracoid fortsetzt. Bei den echten Mammalia tritt der letztgenannte Vorsprung weiter nach vorn (*C*, *D*, *b*) und erscheint damit als Vorderrand, in der That ist er aber Echidna gegenüber *eine Neubildung*. Der Hinterrand der Scapula läuft gegen die Gelenkpfanne aus. Er ist einfach bei den echten Mammalia (*C*, *c*), bei Monotremen überragt von einem anderen Vorsprunge (*d*), welcher sich bei Edentaten erhält (*D*).

Fig. 314.



Querdurchschnitte von Scapulae von Säugethieren: *A* Echidna, *B* Ornithorhynchus, *D* Myrmecophaga. In *C* typische Form. (Nach J. T. WILSON und STEWART MCKAY.)

Siehe meine Unters. zur vergl. Anat. II., ferner J. T. WILSON and W. J. STEWART MCKAY, Homologies of the borders and surfaces of the Scapula in Monotremes. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. Sec. Ser. Vol. VIII.

Das selbständige Auftreten der ursprünglich als Belegknochen eines Knorpelstückes ohne die Betheiligung des letzteren entstehenden *Clavicula* führt bei den Säugethieren zu einer Änderung. Die Clavicula entwickelt sich hier, wie ich an der Clavicula des Menschen gezeigt habe, auf einer knorpeligen Anlage, in vielen Punkten ähnlich wie jeder andere eine solche Anlage besitzende Knochen. Dadurch erscheint ein secundärer Skelettheil in die Reihe der primären eingeführt, der sich von dem gleichnamigen Knochen der Sauropsiden, und vielleicht auch der Monotremen sehr wesentlich unterscheidet. Während bei Lacertiliern kein Knorpel in der Claviculargenese betheiligt ist und auch bei Vögeln nach GOETTE's Zeugnis wenigstens der größte Theil keine Knorpelanlage erkennen lässt, begegnen wir hier einem solchen, und es muss die Frage entstehen, woher dieser stamme. Wir werden damit zu Zuständen geleitet, in denen die Clavicula Beziehungen zu Knorpel besitzt, wie solches bei anuren Amphibien der Fall ist.

Ob der Knorpel, auf welchem die knöcherne Clavicula sich anlegt, einem sonst bei den Mammalien verschwundenen Procoracoid entstammt, ist nicht erwiesen, da jener Knorpel bis jetzt nicht continuirlich in scapularer Verbindung getroffen ward, aber dieser Gesichtspunkt wird bei erneuter Prüfung jener Frage nicht außer Acht gelassen werden dürfen, da die Annahme einer spontanen Knorpelentstehung auch hier keine Berechtigung hat. Jedenfalls wird dadurch ein gegen die niederen Zustände complicirterer Befund erzeugt, und *die Clavicula der Säugethiere ist nicht mehr vollkommen homolog jener anderen, denn sie hat noch einen knorpeligen Skelettheil in sich aufgenommen, welcher ihr ursprünglich fremd war.* Die Vorstufen zu dieser Verbindung waren bereits bei den Amphibien gegeben (S. 431).

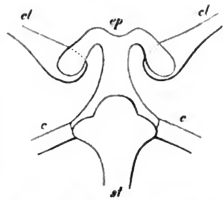
Die Clavicula hat als vom Acromion der Scapula zum Manubrium sterni ziehende Spange ihre größte Bedeutung für die Vordergliedmaße, deren Actionen

sie sichert, indem sie eine bewegliche Stütze abgiebt. Ihre bedeutendste Entfaltung fällt zusammen mit dem freiesten Gebrauch jener Gliedmaße. So sehen wir sie bei Prosimiern und fast allen Marsupialiern, vielen Insectivoren und Nagern, Primaten und bei den Chiropteren. Bei manchen Nagern treffen wir schon einen regressiven Weg betreten, auch bei Edentaten und Carnivoren. Den Ungulaten, Cetaceen und Sirenen fehlt sie. Dass aber ihrem Nichtvorhandensein eine Rückbildung zu Grunde liegt, lehren die mannigfachen Rudimente, die vielfach nachgewiesen werden konnten.

H. Wińcza, Über ein transitorisches Rudiment einer knöchernen Clavicula bei Embryonen eines Ungulaten. Morph. Jahrb. Bd. XVI.

Mit dieser, wie es scheint auch im Gegensatze zu jener der Monotremen sich verhaltenden, umgestalteten Clavicula steht noch eine andere Einrichtung in engem Connexe. Aus der zu Knorpel sich umbildenden Anlage der Clavicula geht am sternalen Ende ein Skeletstück hervor (Goette), welches ich bei einer Anzahl von Säugethieren aufgefunden und dem Episternalapparate zugerechnet hatte, wenn ich diesen auch schon damals von dem nur durch Knochen dargestellten Episternum der Reptilien unterschied. Diese Verschiedenheit sei durch die Benennung *Praeclavium* ausgedrückt (Omosternum, W. K. Parker). Bei Beutelthieren fand ich diesen Skelettheil in Continuität mit dem Prosternum (Jugendzustände von Didelphys) (Fig. 315).

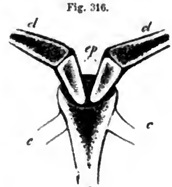
Fig. 315



Praeclavium mit seinen Verbindungen von einer jungen Beutelratte. *st* vorderes Ende des Sternums (ossificirt). *ep* Verbindung des knorpeligen Epicleithrum mit dem Prosternum. *cl* Clavicula. *c* erste Rippe.

Ein Zusammenhang mit dem Sternum erhält sich dann meist nur ligamentös, und bei den meisten mit einer Clavicula versehenen Säugethieren fügt sich das selbständig ossificirende Praeclavium ans Manubrium sterni (vergl. Fig. 316 *ep*), und zwar in der Regel an dessen hintere Fläche. Bei den Primaten erhält es sich nur knorpelig und ist beim Menschen in den Zwischenknorpel des Sternoclaviculargelenkes übergegangen, bei Chiropteren verschwunden. Die Ausbildung des Praeclaviums steht daher keineswegs immer mit jener der Clavicula auf gleicher Stufe, wenn seine Existenz auch mit dieser aufs engste verknüpft ist.

Fig. 316.



Praeclavium von Cricetus vulgaris. Im knorpeligen Praeclavium (*ep*) befindet sich ein Knochenkern. Bezeichnung wie an voriger Figur.

Durch die eigenartige Ausbildung der Clavicula und ihre präclaviale Verbindung mit dem Sternum wird im Schultergürtel ein größeres Maß der Beweglichkeit und damit auch der Vordergliedmaße größere Freiheit der Action, woraus eine Vermannigfaltigung des Gebrauchs der Gliedmaße selbst hervorgeht. So erhält sich denn die Clavicula in jener Bedeutung wie die Vorder-

gliedmaße in mehrseitiger Function steht, beim Graben, Klettern, Greifen, dient bei den Beutlern, und unter den Nagern, Insectivoren, Edentaten, bei allen Prosimiern und den Primaten, auch bei Chiropteren, bei welch letzteren die Ausbildung der Vordergliedmaße zum Flugorgan für die Brustmuskulatur eine bedeutende Ausbildung der Clavicula hervorbrachte. Die mehr einseitige Verwendung der Gliedmaße zum Locomotionsorgan lässt eine Rückbildung eintreten, dieses ist schon bei manchen Nagern (Leporiden, Subungulaten) der Fall, ebenso bei Carnivoren, wo sie in manchen Abtheilungen gänzlich verloren ging. Letzteres trifft sich auch für die Pinnipedier, Cetaceen und Sirenen und ist allen Ungulaten gemein.

Von einem *Suprascapulare* kommen bei Monotremen Reste vor und finden sich auch bei anderen Abtheilungen, am meisten erhalten sie sich im Knorpelzustande bei Ungulaten fort.

Unter den Beutelthieren fehlt die Clavicula bei Perameles, bei den Carnivoren den plantigraden Formen. Bei Feliden ist sie noch von ansehnlicher Länge, wenn auch weder Acromion noch Sternum erreichend. Kürzer aber breiter erhält sich das Rudiment bei Caniden. Den Insectivoren kommt sie allgemein zu, von bedeutender Kürze und Gedrungenheit bei Talpa (Fig. 347 *c*). Von den Edentaten bieten die Gürtelthiere die bedeutendste Ausbildung, während die Faulthiere am sternalen Ende eine Reduction besitzen.

Wie im gesammten Schultergürtel und seiner sternalen Verbindung die Monotremen den übrigen Säugethieren gegenüber eine Sonderstellung einnehmen, nachdem wirklich vermittelnde Zustände uns unbekannt sind, so wird namentlich in Bezug auf die *Clavicula* und das *Praeclavium* der letzteren der Mangel von Übergangsformen fühlbar. Die Vergleichung hat auch in den bisherigen ontogenetischen Bestrebungen noch keinen festen Boden gewonnen. Wenn GOETTE berichtet, dass die Claviculaanlage den von mir oben Praeclavium benannten Theil und in dessen Fortsetzung einen hinter das Sternum tretenden, ebenfalls knorpeligen — es heißt zwar nur embryonaler Knorpel — hervorbringe, so ist daraus nur zu schließen, dass in das ja auch von der ersten Rippe aus entstehende Prosternum sehr differente Gebilde übergehen, wodurch wieder die Phylogenese der Clavicula beeinflusst wird. Da GOETTE das, was er Anlage nennt, histologisch nicht genau präcisirt hat, auch zwischen knorpeligen und knöchernen Skelettheilen Übergangszustände anzunehmen scheint (s. oben S. 482), so müssen jene Angaben noch als ziemlich dunkle Punkte angesehen werden. Nur neue Untersuchungen werden sie aufzuhellen vermögen. Das gilt auch von dem acromialen Theile der Clavicula. GOETTE, der den gesammten Schultergürtel aus einer einheitlichen Anlage hervorgehen lässt, nimmt eine ältere Angabe RATHKE's für die Knorpelcontinuität der Clavicula mit der Scapula in Anspruch, um damit das von ihm bei Lacertiliern angegebene Verhalten (s. S. 489) in Einklang zu bringen. Ich muss bestreiten, dass diese Vergleichung zwingend sei, denn die Clavicula der Lacertilier entwickelt sich ebenso wie jene der Anuren, ohne Aufnahme von Knorpel, während sie bei Säugethieren ein Knorpelgebilde umwächst. Sie stellt sich, wenigstens nach beiden Enden zu, in perichondraler Genese dar, was weder bei Amphibien noch bei Lacertiliern der Fall ist (siehe darüber am betreffenden Orte). Dass jener Knorpel bei Säugethieren sich vom Procoracoid der Anuren herleitet, halten wir für wahrscheinlich, da kein anderes Knorpelstück in Frage kommen kann. Damit steht in Zusammenhang die Ablehnung der Vergleichung des Coracoidfortsatzes der Säugethiere mit einem Procoracoid.

Die *Reduction der Clavicula* geht in der Regel an beiden Enden vor sich, so dass ihr Mittelstück als der am längsten sich erhaltende Theil erscheint, welcher

je nach dem Grade seiner Rückbildung durch Bindegewebszüge mit Acromion oder Sternum zusammenhängt.

Über den Schultergürtel der Säugethiere siehe die bei den Sauropsiden citirten Schriften, darunter vorzüglich W. K. PARKER und GOETTE. Ferner G. B. HOWES, On the Coracoid of terrestrial Vertebrata. Proceed. Zool. Soc. 1893. GEGENBAUR, Über die episternalen Skelettheile und ihr Vorkommen bei Säugethieren und beim Menschen. Jen. Zeitschr. Bd. I.

Rückblick auf den Schultergürtel.

§ 144.

Die Stütze der vorderen freien Gliedmaße bildet bei *Selachiern* ein *Knorpelstück*, welches durch die Anfügung der ersteren in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt getheilt wird. Am mächtigsten ist er an jener Verbindungsstelle und hier nicht bloß durch articulirende Vorsprünge ausgezeichnet, sondern auch von Canälen durchsetzt, welche durch Auswachsen des Knorpels über Nerven der Gliedmaßenmuskulatur entstanden. Die Canäle erweitern sich durch Einlagerung von Muskulatur bei Rochen und sind der Ausgangspunkt von Sonderungen, die auch zu Ganoiden und Teleostei sich fortsetzen. Bei diesen verhält sich der primäre Schulterknorpel nicht mehr in seiner Bogenform, wenn er auch bei den Stören noch einen bedeutenden Knorpel vorstellt. Immer die freie Gliedmaße tragend, wird ihm aber doch *schon* bei Ganoiden eine Minderung seiner functionellen Bedeutung, indem hier neue Skelettheile aus dermalen Knochen sich ausbilden, das Cleithrum und Epicleithrum, welches dem an es angeschlossenen Schulterknorpel durch seine Verbindung mit dem Kopfskelet Befestigung bietet. Daraus entsteht ein knöcherner *secundärer Schultergürtel*, welcher dem knorpeligen *primären* schließlich nur die Gliedmaßenverbindung überlässt.

Der Rest des primären Schultergürtels bleibt nur selten noch knorpelig (Amia). Schon bei den anderen *Knochenganoiden* ossificirt er, ist aber auch dann noch in seiner bestimmten Structur von den Stören ableitbar, wie dieser auf den Schultergürtel der Selachier sich beziehen ließ. Die bei den *Teleostei* allgemein gewordene Ossification lässt zwei Stücke entstehen, welche in ihrer Lage als vorderes und hinteres unterscheidbar dem ursprünglich oberen dorsalen und unteren ventralen Abschnitte des primitiven Schulterknorpels entsprechen, und in ganz veränderter Form in höheren Abtheilungen als Scapula und Coracoid wiederkehren.

Der bei den Fischen erfolgenden Reduction des primären Schultergürtels steht dessen Ausbildung bei den *tetrapoden Vertebraten* gegenüber. Die Herrschaft des Cleithralapparates ist verschwunden, und der primäre Schultergürtel, angepasst an die neue Gliedmaßenform, lässt seinen dorsalen und seinen ventralen Abschnitt, beide am schwächeren Gelenktheil unter einander zusammenhängend, zu breiteren Knorpelplatten sich entfalten, welche in der Nähe der Gelenkpfanne ossificirend dorsal eine *Scapula*, ventral das *Coracoid* bilden. Der Verlust einer cranialen Befestigung, wie sie bei den Fischen durch den secundären Schultergürtel zu Stande kam, wird compensirt durch den Erwerb einer sternalen Verbindung, die das Coracoid vermittelt.

Während die *Scapula* bei den Amphibien, Sauropsiden und Säugethieren ein bei aller Formdifferenz wenig verändertes Skeletstück bleibt, und nur bei den Säugethieren durch die aus dem Vorderende entstandene Spina scapulae eine bedeutendere Modification erhält, wird dem Coracoid eine Reihe größerer Umgestaltungen zu Theil. Seine breite Platte bleibt nur bei manchen *Reptilien* (Rhynchocephalen, einige schlangenartige Saurier) noch einheitlich, den *Amphibien* kommt dagegen allgemein ein sehr veränderter Zustand zu. Bei den *Anuren* ist sie von einem Fenster durchbrochen, und nur der hinter demselben befindliche mächtigere Theil ossificirt, und stellt ein *secundäres Coracoid* vor. Die vordere Knorpelspange im Fensterrahmen wird von der rudimentären aus einem Dermalknochen schon bei den Fischen entstandenen *Clavicula* überlagert und verliert als *Procoracoid* ihre Selbständigkeit. Indem bei den *Urodelen* das Fenster seine mediale vom Epicoracoidknorpel gebildete Umrahmung verliert, und auch die Clavicula verschwand, besteht der ventrale Theil des Schultergürtels aus dem breiten Coracoid und dem schmaleren Procoracoid, beide frei auslaufend.

Aus einer Fensterung des primären Coracoid werden auch bei *Schildkröten* die zwei ventralen Schenkel phylogenetisch entstanden sein, davon der hintere wieder als Coracoid erscheint. Aber der vordere, mit letzterem durch ein theilweise noch knorpeliges Band verbunden, ist ossificirt und mit der Scapula in continuirlichem Zusammenhange. Das Procoracoid ist hier in eine neue Bildung aufgegangen. Die *Lacertilier* zeigen die einfache Fensterung noch ziemlich verbreitet, es ist aber bei vielen eine zweite hinter der ersten erfolgt, und eine dritte entsteht zwischen Coracoid und Scapula, welche selbst ein viertes Fenster ausbilden kann. Mit diesen Zuständen geht das Procoracoid in die vordere Umrahmung der Fenster über und verliert, zum Theil sogar ligamentös geworden, die noch bei manchen Lacertiliern vorhandene Selbständigkeit.

Auch den *Crocodilen* kommt kein ausgebildetes Procoracoid mehr zu, dagegen erscheint ein solches bei *Vögeln* (Struthio) rudimentär, bei anderen Ratiten, und bei Carinaten nicht mehr erkennbar. Das Coracoid hat dagegen bei allen diesen durch den sternalen Anschluss die Hauptfunction für die Stütze des Schultergürtels. Sie bleibt ihm auch bei den Promammalia, welche am Coracoid noch einen zweiten Skelettheil tragen, dessen Procoracoidbedeutung zweifelhaft ist. Bei den *Mammaliern* geht das Coracoid Rückbildungen ein, und erhält sich nur als Rudiment an der Scapula (Processus coracoides).

Die Geschichte der Clavicula beginnt im Integument. Hautknochen lagern sich dem primären Schultergürtel der Störe an, in nichts von anderen dermalen Skeletgebilden verschieden. Einer davon hat schon bei Spatularia die Oberhand gewonnen, und bei *Knochenganoiden* wie bei *Teleostei* bildet dieser, allmählich unter das Integument gelangt, einen bedeutenden Skelettheil, das Cleithrum, welches durch ein zweites Stück, die Clavicula, mit dem anderseitigen zusammenhängt, indess andere kleiner bleibende in mehr dorsaler Lagerung den Zusammenhang des Ganzen mit dem Schädel vermitteln (Supracleithralia).

Während das Cleithrum bei den Genannten dem primären Schultergürtel nur

anlagert, und ihn auch durch jene Verbindungen stützt, kommt es bei den *Dipnoern* zu einem innigen Anschlusse beider Theile, woran ebenso die Clavicula theilnimmt. Der nicht in seiner Länge reducirte primäre Schultergürtel wird von diesen beiden Theilen umschlossen und sogar theilweise zerstört.

Im Gegensatze zu der bedeutenden Volumsentfaltung des Cleithrum bei Fischen ist es bei *Amphibien* (Stegocephalen) rudimentär geworden; und bei den Anuren fehlt es, während die *Clavicula* auftritt, die wie das Cleithrum bei den Urodelen verloren ging. Dagegen ist die von ersterem mit dem Procoracoid eingegangene Verbindung schon dort zu verschiedenen Stufen gelangt. Wir sind nicht sicher, ob diese zum Verhalten bei den *Schildkröten* führen, halten vielmehr für richtiger, hier viel primitivere Zustände zu erkennen, solche, welche Cleithrum und Clavicula, letztere dem Episternum angelagert, noch mit dem Integument verbunden darstellen, den ganzen vorderen Abschnitt des Plastron liefernd.

Den *Lacertiliern* ist die Clavicula frei geworden, indem sie, vom primären Schultergürtel abgerückt, nur noch den scapularen Anschluss bewahrt, während ventral eine Verbindung mit dem Episternum stattfindet. Indem ihre Anlage als eine knöcherne, erst allmählich zu einer Röhre sich abschließende Rinne darstellt, zeigt sie in diesem ersten Auftreten einen Rest des bei Amphibien vorhandenen Zustandes, den sie dort in der Anlagerung an den Procoracoidknorpel besaß. Jenes Verhalten der Anlage ist auch noch bei den *Vögeln* zu erkennen. Die schon bei Sauriern wieder zur Selbständigkeit gelangte und unter erhöhter Stützfunction auch umfänglicher gewordene Clavicula stellt bei den Vögeln einen ansehnlichen Theil des Schultergürtels dar, und gewinnt durch ihre ventrale Verschmelzung mit der anderseitigen zur *Furcula* einen höheren functionellen Werth.

Wie einerseits die Clavicularbildungen von den Amphibien durch die Lacertilier zu den Vögeln in einer Reihe erscheinen, so ist für die Clavicula der *Säugethiere* der Ausgangspunkt wieder bei Amphibien zu suchen, da der Aufbau des Knochens wieder auf knorpeliger Grundlage erfolgt. Aber dieser Knorpel hat keinen Zusammenhang mehr mit dem primären Schultergürtel, und es muss dahingestellt bleiben, ob er aus dem Procoracoid entstand, wenn auch diese seine Existenz erklärende Annahme die Wahrscheinlichkeit für sich hat. Die Ausbildung der Clavicula wirkt bei den Säugethieren compensatorisch für den jenseits der Monotremen verlorenen Coracoidanschluss an das Sternum, und erlangt für den Gebrauch der Vordergliedmaße große Wichtigkeit, wie sie denn bei Änderung der Function der Gliedmaße in vielen Abtheilungen sich rückbildet.

Vom Integumente her entstanden geht die Clavicula zahlreiche Umbildungen ein, im Zusammenhange mit dem primären Schultergürtel, durch den sie ihre erste Bedeutung empfängt, wie sie denn auch zu ihm in mannigfacher Wechselbeziehung steht. Die Bedeutung des clavicularen Apparates ist aber nicht bloß in der Herstellung, in den einzelnen Abtheilungen in differentem Maße entfalteter Stützorgane zu suchen: sie erstreckt sich noch in einer anderen Richtung. Indem Cleithrum und Clavicula im Hautknochenzustande eine ventrale Medianverbindung mit einem anderen dermalen Knochen, dem Episternum herstellen, kommt dadurch

ein integumentaler Stützapparat zu Stande, *unter dessen Schutze* die *Entstehung des Sternums* aus median vereinigten Rippen erfolgt ist.

Eine Übersicht über die bedeutendsten Veränderungen des Clavicularapparates der Vertebraten zeigt folgende Tabelle.

	Ganoiden	*Dipnoer*	*Teleostei*	*Chelonier*
I	Cleithrum	umwachsen den Schulterknorpel	Cleithrum mächtig	Hyoplastron
II	Clavicula		Clavicula verschwunden	Epiplastron
	Beide dermal			Beide dermal

	Stegocephalen	*Anuren*	*Lacertilier*	*Promammalia*	*Mammalia*
I	Cleithrum noch vorhanden	verschwunden	Cleithrum verschwunden		
II	Clavicula dermal, theils subdermal	lagert dem Procoracoid an oder umwächst es völlig	Clavicula subdermal	Clavicula subdermal	Clavicula umwächst einen Knorpel (Procoracoid?)

B. Vom Skelet der freien Vordergliedmafse.

a. Brustflossenskelet.

§ 145.

Die niedersten Zustände, in welchen wir die freie Gliedmaße antreffen, erweisen sich in solcher Mannigfaltigkeit, dass für sie eine weite Entfernung von einem gemeinsamen Ausgangspunkte zur nothwendigen Voraussetzung wird; wenn auch jene Distanz bei den einen größer als bei den anderen erscheinen mag. Ein primitiver Zustand, von dem wir sagen können, von ihm seien alle Formen ableitbar, ist uns nicht erhalten geblieben. Auch die Ontogenese hat keinen geoffenbart, nachdem sich in der Skeletanlage im Wesentlichen nichts Anderes fand, als am ausgebildeten Skelet besteht. Wenn wir demnach aus den gegebenen Einrichtungen selbst den Ausgangspunkt zu ermitteln angewiesen sind, so werden wir, da doch, wie oben bemerkt, eine graduelle Verschiedenheit in der Ausbildung besteht, nach dem Wege suchen, auf welchem die mehr complicirten Formen aus minder complicirten hervorgingen. Die unterste, aber auch noch in der Complication erkennbare Form bietet ein mit dem Schultergürtel articulirendes Stück (Basale), an welchem andere Knorpelstücke (Radien) ansitzen. Beiderlei Gebilde können mehr oder weniger gegliedert sein. Einen derartigen Befund habe ich als *Archipterygium*, Urflossenskelet dargestellt. Die Zahl der Radien ist ebensowenig wichtig wie die Gliederung, denn darin drücken sich mannigfach veränderte Zustände aus, wie sie in verschiedenen Formen des Gliedmaßenskelets realisirt sind. Für den einfachsten Zustand muss daher eine Minderzahl von Radien gelten, die dem Basale, welches wohl die erste Skeletbildung vorstellt, sich aufreihten.

Wie die Radien entstanden, lehrt das terminale Verhalten jenes Archipterygium, welches in seiner Fortsetzung bei *Selachiern* immer indifferente Zustände darbietet. An diesem Theile begegnen wir Theilungszuständen in der Fortsetzung des Basale befindlicher Radien, Befunde, welche wie Sprossung erscheinen, kurz alle auf eine Vermehrung des Radienbesatzes hindeutenden Vorgänge.

Wir gehen von einem solchen indifferenten Zustande aus, weil wir aus ihm sämmtliche Differenzirungen abzuleiten vermögen, und weil jener Zustand auch noch thatsächlich sich erhalten hat. Die terminale Sprossung und Abgliederung an einem als Flossenstamm sich verhaltenden Knorpelstück ist ein noch stattfindender Vorgang, welcher aus der Vergleichung des Befundes des Gliedmaßenskelets mehrerer Individuen derselben Art hervortritt. Wir entnehmen daraus die Berechtigung, denselben Process der Phylogenese zu Grunde legen zu dürfen. Aus ihm erkennen wir zugleich, wie am Archipterygium die Abkömmlinge jenes Sprossungs- und Theilungsvorganges bald nur nach der einen Seite des Basale oder seiner Glieder sich reihen können, bald auch nach der anderen Seite, so dass daraus bald eine *einzeilige*, bald eine *zweizeilige Archipterygiumform* entsteht. Dass wir bei diesen Vorgängen nicht an eine Verschiebung, oder an einen Ortswechsel der Radien denken, derart dass sie von einer Seite nach der anderen wanderten, um etwa aus dem einzeiligen das zweizeilige Archipterygium zu gestalten, sei ausdrücklich hervorgehoben, da solches behauptet ist. Es bedarf dieser Annahme gar nicht, wenn man nicht dem Basale selbst die Anpassung an die Vermehrung seiner Radien durch Wachsthum abzusprechen unternehmen will.

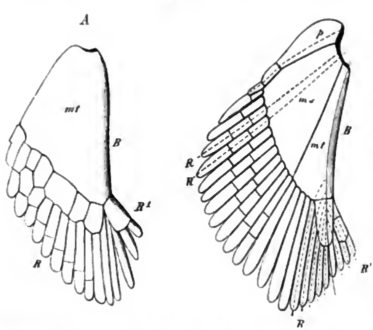
Mit der Aufstellung des Archipterygium als einer aus einer Summe sehr veränderter Zustände durch Vergleichung gewonnenen Abstraction steht die Anfügestelle am Gliedmaßengürtel im engsten Connex. Auch durch die ontogenetischen Untersuchungen konnte nur dargethan werden, *dass die Skeletanlage von jener Stelle ausgeht*, sowie auch die fernere Sonderung des Skelets dort beginnt. Wenn jene Anlage vor der Knorpelsonderung eine *einheitliche* ist, so dürfte daraus doch nicht ein *jener Form* der Anlage entsprechender ursprünglich einheitlicher Zustand zu folgern sein, sondern nur die Einheitlichkeit des primitiven Zustandes, aus welchem jene Form entstand. Formal wäre also jene Anlage nur auf den späteren Zustand zu beziehen, wie ja auch bei Haien und Rochen nichts weniger als ein völliger Einklang der Anlage obwaltet, materiell aber, d. h. in der Continuität der Anlage, könnte nur eine Wiederholung eines ersten Zustandes zu erblicken sein. Die Theile erscheinen im Zusammenhange, weil sie aus einem einzigen hervorgegangen sind.

Durch das Verhalten der im Archipterygium von einem Stamm ausgehenden Radien ergiebt sich das Skelet der Brustflosse der Selachier schon unter den Haien, bei aller Mannigfaltigkeit der Form doch noch in manchen sehr primitiven Verhältnissen. Mit den Haien stimmen die *Holocephalen* in allen wesentlichen Punkten überein. Selten ist der median liegende Stamm der einzige in das Schultergelenk eintretende Skelettheil (Scymnus, Fig. 317 *A*). Wie in der Flosse Alles auf eine Verbreiterung der Theile abzielt, ist auch das Basale des Stammes hier schon lateral verbreitert; terminal geht es in schmalere Stücke aus. Bei den anderen Haien sehen wir noch andere Knorpelstücke und zwar in der Regel zwei *vor* dem

Basale des Archipterygiums zur Articulation gelangt; sie tragen gleichfalls Radien in wechselnder Zahl, und ergeben in Gestalt und Umfang sehr differente Befunde (Fig. 317 *B*). Diese neuen, an der Flossenbasis befindlichen Theile mit ihren Radien habe ich *Pro-* und *Mesopterygium* genannt, und von dem durch sie an den hinteren Abschnitt des Flossenskelets gedrängten und zum *Metapterygium* gewordenen Archipterygium unterschieden.

Die Zahl der vor dem Metapterygium zum Schultergürtel gelangten Radien bietet eben so große Verschiedenheiten als in deren Volum sich zeigt. Ein einziger hat bei Pristiurus sich vom Stamm emancipirt und zeigt sich in sehr verbreiterten Gliedern (Fig. 318 *C*). Er stellt das *Propterygium* vor. Ein zweiter gleichfalls verbreiterter ist noch theilweise mit dem Stamme verbunden, articulirt aber auch mit dem Schultergürtel, so dass in ihm der Beginn eines Mesopterygiums sich darstellt. Das Propterygium wird auch bei vielen anderen durch einen Radius gebildet, dessen Basalglied sich zu größerem Umfange ausgebildet hat (Fig. 317 *B*, *p*). Diese Entfaltung des Volums steht wohl mit dem größeren Widerstande im Zusammenhang, welchem die Flosse bei ihrer Action begegnet. Wenn es auch zuweilen den Anschein hat, als ob mehrere Radien zum Propterygium zusammenträten, so ist mit Sicherheit doch nur einer erweisbar.

Fig. 317.



Brustflossenskelet: *A* von Scymnus, *B* von Acanthias vulgaris. *p* Basale des Propterygiums, *ms* des Mesopterygiums, *mt* des Metapterygiums. *B* medialer Flossenrand. Die durch *mt* gezogene Linie deutet die Stammreihe des Archipterygiums an. Die punktirten Linien entsprechen den Radien, die größtentheils lateral (*R*, *R*) und nur in Rudimenten auch medial (*R'*, *R*¹) angeordnet sind.

Bedeutende Verschiedenheiten zeigt das *Mesopterygium*. Für dessen Verständnis sind die Scyllien von Belang, denn hier finden sich noch Plattenstücke vor, welche theilweise verschmolzene Radien (2 bei Hemiscyllium, 4 bei Scyllium) besitzen (Fig. 318 *D*, *E*). Während in dem Basale von einer Concrescenz nichts bemerkbar ist, tritt sie an dem ihm folgenden Stücke zu Tage, und mit Berücksichtigung der bei den Rochen sich darstellenden Zustände (s. unten) darf man das Basale des Mesopterygiums aus mit einander verschmolzenen Radien entstanden ansehen. Fraglich kann dabei nur bleiben, ob vom Metapterygium abgegebene Radien nicht auch dann noch zum Mesopterygium gelangen, nachdem in diesem schon ein Basale aus Radiengliedern entstanden ist.

Wie in der Zahl, Länge und der Gliederung der dem Meso- und Metapterygium zukommenden Radien vielerlei Differenzen bestehen, so finden sich solche noch in der Ausbildung der Radienglieder zu Platten (Scyllium, Cestracion) sowie in mannigfaltigen Concrescenzen, welche manchmal noch sehr bestimmt ihre Herkunft erkennen lassen.

Der Gestaltungsprocess des Skelets der Haiflosse ergiebt sich somit durch die Vergleichung in folgender Art: *Von den Radien des Archipterygiums werden bei einer proximalen Verkürzung des Stammes proximale Radien in die Articulation gelangen. Mit der Vermehrung der basalen Verbindung gewinnt die Flosse an Wirksamkeit. Unter Vermehrung der so zum Schultergürtel gelangten Radien, wie sie aus der Ausbildung des Flossenskelets entspringt, und in den verschiedensten Stadien sich darstellt, verlieren die basalen Gliedstücke jener Radien, da sie mit dem Basale des Archipterygiums in gleicher Querreihe sich finden, ihre Selbständigkeit, sie müssen in Concrescenz treten und erscheinen als Basalia des Pro- oder des Mesopterygiums.* Diese beiden Abschnitte stellen sich als *neuentstandene Bildungen* dar. Bei ihnen waltet noch die größte Mannigfaltigkeit. Bei vielen Haien umfassen sie auch außerhalb der Basalia größere Stücke (Scyllium, Galeus). Die vorstehende Abbildung stellt den Gang dieses Aufbaues des Flossenskelets vor. Die nur distal doppelreihige Entfaltung des Metapterygium (Fig. 318 *B*) hängt mit der Stellung der Flosse zum Körper zusammen, woraus die laterale Ausbildung und die mediale Rückbildung entspringt. Der zeitweilige ontogenetische Anschluss des Basipterygiums an den Rumpf (vergl. S. 465) ist eine Folge des medial nicht fortgesetzten Radienerwerbs. Mit dem Abtritte von Radien in die Verbindung mit dem Schultergürtel ist die Ausbildung solcher Radien die Folge (*C*). Aus einem solchen Radius ging das Propterygium hervor.

Fig. 318.



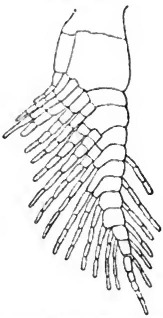
Schemata zur Differenzirung des Brustflossenskelets der Selachier. *s* Stamm. *r* Radien.

Im Gegensatze zu dem Propterygium steht das Metapterygium an seinem distalen Abschnitte. Hier sind die schwächeren und kürzeren Radien, auch solche mit Theilungen (vergl. Fig. 317) und hier kommt zugleich fast stets eine *zweizeilige Anordnung* der Radien vor. *Dieser Abschnitt ist als der phylogenetisch älteste Theil des Flossenskelets anzusehen.* Vom Archipterygium leitet sich durch Sprossung und Gliederung das gesammte Flossenskelet ab.

An diesen Zustand knüpft das Flossenskelet mancher fossilen Haie an. Bei *Xenacanthus* und *Pleuracanthus* zeigt sich dasselbe mit reich gegliedertem Stamme, welchem nach vorn hin mehr oder minder gegliederte Radien ansitzen. Sie sind von stärkerer Art als solche, die der Hinterrand, aber nur in einer Minderzahl, weil nur am distalen Abschnitte trägt (Fig. 319). Der doppelzeilige Radienbesatz des Stammes ist aber hier weiter als bei den lebenden Haien ausgebildet. Dagegen

erscheint in der reicheren Gliederung des Stammes, wie in den terminal sich stark verjüngenden Radien eine des festeren Gefüges entbehrende Form des Flossenskelets. Aber die Entfernung von dem anderen Zustande, den wir vorher behandelten, ist nicht so bedeutend als der erste Anschein ergiebt. Eine mindere Gliederung des Stammes mit Verbreiterung der Radien, durch welche sie in ihrer ganzen Länge in wechselseitigen Anschluss gelangten, muss jenes andere Verhalten herbeiführen, wenn der durch die basale Verbreiterung des ersten Gliedes an das Propterygium erinnernde Radius zum Schultergürtel gelangt. Wir erkennen, *dass für beiderlei Formen das Archipterygium sich als Ausgangspunkt zu erkennen giebt.* Aber die fehlende Entfaltung eines Propterygiums stellt bei Xenacanthus doch einen anderen Zustand dar, als er bei lebenden Selachiern fast allgemein zur Geltung gekommen ist.

Fig. 319.



Rechtes Brustflossenskelet von Xenacanthus Decheni. (Nach A. Fritsch.)

Im Wesentlichen wenig von den Haien verschieden verhalten sich die *Chimaeren.* Hier ist aber kein discretes Mesopterygium erkennbar und es scheint mit einem Propterygium verschmolzen zu sein, wie es unter den Haien auch für Cestracion wahrscheinlich ist. Bedeutsam sind auch am Metapterygium vorhandene, dem Basale angefügte Plattenstücke, die ihre Concrescenz aus Radiengliedern deutlich kundgeben.

Der phylogenetisch successive erfolgte Aufbau des Flossenskelets hat nichts zu thun mit der Ontogenese desselben, welche jedes Mal, so weit bis jetzt die Angaben reichen, das Skelet in seiner specifischen Form sich anlegen und entwickeln lässt und damit bekundet, dass sie hier keine Recapitulation der Phylogenese ist. Wohl aber zeigt die Vergleichung den Weg der Phylogenese, wenn auch nirgends der primitive Zustand völlig erhalten blieb. So kann das Verhalten von Scymnus durch das einzige Basale als primitiv erscheinen, aber dessen Verbreiterung ist sicher ein veränderter Befund, der an die Ausbildung der Flosse anknüpft. Dem primitiven Zustand gleichfalls noch nahestehend sind dann jene Formen zu beurtheilen, bei denen nur ein Propterygium vorkommt, und daran schließen sich die mit noch spärliche Radien tragendem Mesopterygium.

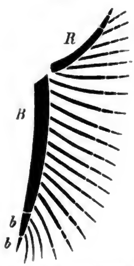
Mustelus lässt im Propterygium wiederum ganz deutlich einen Radius erkennen. Das Mesopterygium besitzt drei Radien an einem Basale, und auch bei Carcharias sind Pro- und Mesopterygium durch je 2—3 Radien dargestellt, die an den betreffenden Basalien sitzen. In diesen Fällen liegt noch das Übergewicht auf dem Metapterygium, welches seine Bedeutung (als Archipterygium) noch nicht eingebüßt hat. Sie geht mehr bei Acanthias und den Scyllien verloren unter Ausbildung des Pro- und Mesopterygiums, am meisten bei den Notidani, welche in vielen anderen Stücken ihrer Organisation primitive Zustände bewahrt haben. Das Mesopterygium hat sich hier bedeutend ausgebildet und sein Basale scheint auch ins Gebiet des Propterygiums übergegriffen zu haben, da dessen Basale keinen Zusammenhang mit Radien besitzt.

Die Entstehung des Pro- und Mesopterygiums muss nach dem oben Dargelegten *von Wachsthumsvorgängen* geleitet betrachtet werden, welche bei terminaler Vermehrung der Radien am Stamme eine Verkürzung desselben erscheinen lassen, denn nur dadurch wird eine Verknüpfung der so sehr verschiedenen Befunde ausführbar. An den Radien selbst zeigt sich der Process, aus welchem das gesammte Flossenskelet hervorging, im Einzelnen wieder. Wir treffen terminale Theilungen an, die nur aus einer Sprossung erfolgt sein konnten. Solches Verhalten ergiebt sich besonders häufig im Bereiche des Metapterygiums, also gerade am ältesten Abschnitte des gesammten Flossenskelets. Wäre ein Zweifel an der Bedeutung dieser Erscheinung, so müsste derselbe bei der Prüfung der Brustflosse der Rochen schwinden, deren manche an allen Radien eine terminale Dichotomie besitzen. Darin zeigt sich noch ein Stück des Vorganges, den wir als der gesammten Flossenskeletbildung zu Grunde liegend, zur Entstehung des Archipterygiums führend, erkannt haben.

Noch ein Befund an den Radien verdient Beachtung: die Entstehung größerer plattenförmiger Stücke, meist im Bereiche des Propterygiums. Zum Theil sind diese wohl nichts Anderes, als bedeutend verbreiterte Radienglieder. Zum anderen Theil zeigt sich an ihnen die Andeutung einer *Concrescenz* (Cestracion, Notidani). Auch im Mesopterygium besteht bei Scyllium eine solch größere, an das Basale angefügte Platte. Endlich sind auch *Verschiebungen* der Radienglieder oder ihrer Abkömmlinge nicht unwichtig, da sie den Radientypus an jenen Stellen verwischt erscheinen lassen und damit ein Vorbild für Zustände abgeben, denen wir erst in weit höheren Abtheilungen (bei Amphibien) wieder begegnen.

Das Flossenskelet der Rochen stellt einen Fortschritt auf dem bei den Haien begonnenen Wege vor. Dort bildeten zum Schultergürtel gelangte Radien, in ihren basalen Gliedern vielfach modificirt, das lateral von dem ursprünglichen Flossenskelet gelangte Pro- und Mesopterygium. Schon unter den Haien haben diese Abschnitte eine bedeutende Vermehrung in der Radienzahl erfahren und diese Zunahme ruft eine Veränderung in der Stellung des Propterygiums hervor. Indem der es ursprünglich darstellende Strahl *R* allmählich zum Träger neuer, d. h. vom Flossenstamme abgelöster Radien wird, richtet er sich nach vorn, in dem Maße als sein Radienbesatz zunimmt. Dieser Vorgang ist aus nebenstehender Figur zu verstehen. Der vorderste Radius (*R*) ist nicht nur zum Schultergürtel gelangt und repräsentirt ein Propterygium. Er hat sich mit einem Radienbesatze ausgestattet, durch welchen er aus seiner ursprünglichen Richtung abgelenkt wird. Wenn wir die phyletische Entstehung der Radien vom distalen Theile des Metapterygiums ableiteten und den Vorgang mit einer distalen Entfaltung des Flossenstammes verknüpft annehmen, während er, wie bei der Entstehung des Pro- und Mesopterygiums, basal reducirt wird, so muss jene Veränderung der Lage der Radien vor sich gehen, wobei die frei werdenden dem des gleichfalls aus einem Strahl entstandenen Propterygium sich aufreihen. Dass dabei ihre Ausdehnung sich jener der gesammten Flosse anpasst, bedarf keiner Erörterung.

Fig. 320.

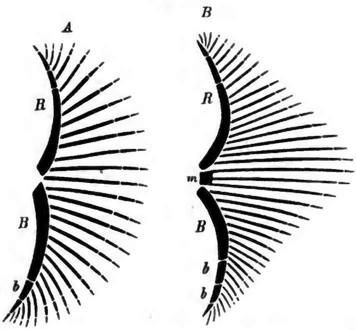


Schema zur Erläuterung der Entstehung des Brustflossenskelets der Rochen. *B*, *b*, *b* Stamm mit Gliedern. *R* Radius.

Ein ähnlicher Vorgang, wie er hier in der Vorwärtsrichtung des Propterygium gezeigt wurde, ist schon bei den Haien erfolgt (Sqnatina). Aber dort ist noch ein Mesopteryginm mit einem eine größere Anzahl von Radien tragenden Basale zwischen Pro- und Mesopterygium vorhanden. Man darf aber, das letztere ähnlich wie bei den anderen Haien erklärend, in dem Verhalten des Propterygiums denselben Process erkennen, wie er zu dem Verhalten der Rochen geleitet hat.

Die *Rochen* zeigen die Entfaltung des Propterygiums in einem höheren Maße. Indem es dem Rumpf angeschlossen wird, erreicht es mit seinem distalen (vorderen) Ende sogar den Kopf nnd steht hier mit dem Kopfskelet entstammenden Knorpeltheilen in ligamentöser Verbindung. Diese gelangt in mannigfacher Art zur Ausführung (Raja — Torpedo). Anch vor dem Cranium können die beiderseitigen Propterygien sich vereinigen (Trygon). Diese bedeutende Entfaltung des Propterygiums ist bald von einer ähnlichen des Metapterygiums begleitet, bald fällt dem ersteren das Übergewicht zu (Torpedo). Die secnndäre Bedeutung des Propterygiums giebt sich auch noch ontogenetisch zu erkennen, indem seine Anlage im Umfange hinter der des Metapteryginms zurücksteht, selbst in jenen Formen, bei welchen das letztere der minder umfängliche Abschnitt des ausgebildeten Flossenskelets ist. Diese den Beobachtern unverständlich gebliebene Thatsache ist zugleich die einzige, welche noch ein kleines Stück des phylogenetischen Weges ontogenetisch erhellt.

Fig. 321.



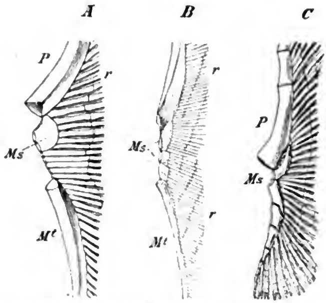
Schemata zur Erläuterung der Entstehung des Brustflossenskelets der Rochen. *m* Mesopterygium. Andere Bezeichnungen wie Fig. 320.

Pro- und Metapteryginm zeigen bei den Rochen ihre Basalia nicht mehr als die einzigen, am Schultergelenk articulirenden Theile. Ob daher das Fig. 321 *A* dargestellte Schema realisirt war, kann nicht als sicher erwiesen werden. Aber dieser Zustand bildet eine nothwendige Voraussetzung, da nnr durch ihn die Einrichtungen der thatsächlichen Befunde verständlich werden. Wenn der Eintritt von Skelettheilen in die Schulterarticulation vor dem Basale des Metapterygiums einen erst successive ausgebildeten Befund vorstellt, wie wir bei den Haien sahen, so ist auch das Bestehen eines einzigen Radius bei den Rochen als propterygialer Ausgangspunkt nothwendig anzunehmen, da die Entstehung des Mesopterygiums der Rochen von jenem der Haie unabhängig erscheint. Es repräsentirt einen eine

geringe Strahlenzahl umfassenden Abschnitt. Die Radien sind bald nur theilweise zu einem Basale vereinigt, und ein Theil der mesopterygialen Radien kommt zur directen Articulation (Raja), bald treffen sie alle an einem Basale zusammen (Torpedo, Trygon), bald kommen mehrere solcher Basalia vor. Dieses Verhalten, sowie auch eine gewisse Beschaffenheit der Basalia lehren aufs Überzeugendste, dass in den Basalia des Mesopterygiums (*Ms*) Concrescenzen basaler Radienglieder vorliegen (vergl. Fig. 322), die im Ganzen secundärer Bedeutung sind. Diese bei Haien minder deutliche Abstammung ist hier weniger verdunkelt zu erkennen, und stellt sich im Gegensatz zu den Basalia des Pro- und des Metapterygiums, welche nicht aus Concrescenzen entstanden sind.

Ungeachtet ihrer differenten Ausprägung sind die Brustflossenskelete der Rochen und Haie eng verknüpft. Der das Archipterygium darstellende Abschnitt ist bei beiden in der minderen Veränderung. Eine vor diesem Metapterygium entfaltete Strecke baut sich aus Radien auf, die in verschiedener Anzahl zum Schultergürtel gelangen. An diesem treten die Basalglieder bald zu einem Stücke zusammen (Haie), bald bleibt ein Theil derselben isolirt. Während aber das Propterygium der Haie, aus einem Radius hervorgegangen, meist nur durch die Mächtigkeit der Glieder jenes Radius sich auszeichnet und mit diesem Radius dem Mesopterygium sich anschließt, ist jener Radius nach vorn abgelenkt, selbst zum Träger von Radien geworden.

Fig. 322.



Basalstück aus der Brustflosse von Rochen: *A* von Raja, *B* von Myliobates, *C* von Torpedo. *P* Propterygium. *Ms* Mesopterygium. *Mt* Metapterygium. *r* Radien.

Die Brustflosse der *Haie* besitzt stets eine größere Ausdehnung als durch das Skelet bedingt ist, und ähnlich verhalten sich auch die *Chimären*. Eine Compensation leistet jener Apparat von »*Hornfäden*«, welchen wir bereits bei den unpaaren Flossen (S. 266) in der gleichen Bedeutung antrafen. Diese elastischen Stäbchen nehmen in mehrfachen Lagen auf beiden Flächen des Flossenskelets angeordnet ihren Verlauf im Integument bis zum freien Flossenrande. Sie setzen für die Flosse vom Integument aus die Stützbildung fort, indem sie am Knorpelskelet eine Unterlage gewannen. Bei den *Rochen* durchsetzen die in verschiedener Art gegliederten Radien die ganze Breite der Flosse bis zu dem Rande und schließen damit die Entfaltung jener Hornfäden aus, doch bestehen noch Spuren von solchen (Raja, KNER), woraus gleichfalls hervorgeht, dass die Flosse der Rochen nichts weniger als einen primitiven Befund bietet.

Die von mir vertretene Auffassung des Brustflossenskelets als eines *allmählich entstandenen Aufbaues von einem Archipterygium aus* lässt mit der dazu getretenen Muskulatur auch die Nerven in der gleichen Weise dorthin gelangen. Die letzteren sind aber auf diesem Wege in die Nachbarschaft des Schultergürtels gelangt, von dem sie umschlossen werden, wie auch die Ontogenese darthut (MOLLIER). Indem aber immer der Nervenverlauf durch jene Canäle geht, wie verschieden auch die Zahl der betheiligten Myomeren in den einzelnen Abtheilungen sein mag, und der neue Erwerb von Nerven sich jedes Mal dem alten Bestande anschließt, so wird dies während der Ontogenese zu Stande gekommen sein.

Über das Flossenskelet s. die S. 281 und S. 466 angeführte Literatur. Ferner: A. BUNGE, Über die Nachweisbarkeit eines biserialen Archipterygium bei Selachiern. Jen. Zeitschr. Bd. VIII. 1874. O. METSCHNIKOFF, l. c. C. RABL, Theorie des Mesoderms. Forts. Morph. Jahrb. Bd. XIX.

Rückbildung des primären Skelets der Brustflosse.

§ 146.

Aus den bei Selachiern getroffenen Einrichtungen leitet sich der bezügliche Skeletapparat der *Ganoiden* ab, bei welchem im Allgemeinen nicht bloß der Umfang der Skeletstücke sich gemindert hat, sondern auch eine noch viel weiter gehende Rückbildung des größten Theils der peripherischen Radienglieder Platz gegriffen hat. Dieser *Reduction des primären Flossenskelets* entspricht das Auftreten secundärer Bildungen, die als Ossificationen der Haut erscheinen, und gleichwie an den unpaaren Flossen, bald gegliederte, bald auch starre, auf beiden Flächen der Flosse entwickelte Knochenstrahlen vorstellen. Dadurch bildet sich eine Compensation für den verlorenen peripherischen Theil des primären Flossenskelets. Das Integument tritt also hier wiederum mit den in ihm entstandenen Hautgebilden mit dem primären Knorpelskelet in enge Beziehungen, morphologisch, durch den an jenem erlangten Anschluss physiologisch durch die Vorrichtungen, welche es von jenem übernimmt. Bezüglich der einzelnen Verhältnisse ergeben sich sehr verschiedene Befunde, die aber aus den bei Selachiern (Haien) verbreiteten zu verstehen sind.

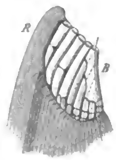
Wir werden jene Entfaltung des Hautskelets als Causalmoment für die Reduction des Knorpelskelets betrachten dürfen, denn in ihr kommt ein höherer Zustand zur Geltung, dem gegenüber der primitivere im Wettbewerb unterliegen muss. Die Reduction ergiebt sich in Stufen, welche durch die Ganoiden zu den Teleostei führen, beherrscht also die große Mehrzahl wenigstens der lebenden Fische, denn nur wenige kleine Abtheilungen stellen sich außerhalb dieser Reihe, sie werden von uns später behandelt.

Nicht bloß durch das Verbleiben im Knorpelzustande stellt sich das primäre Flossenskelet der *Störe* jenem der Selachier sehr nahe, sondern auch in der speciellen Anordnung der Knorpelstücke bietet es primitive Zustände. Am Metapterygium reihen sich Radien an ein Basale (Fig. 323), und vor demselben sind noch mehrere einzelne Radien zur Articulation gelangt. Auch solche Zustände trafen wir bei Selachiern, und wenn der vordere dieser Radien der stärkste zu sein pflegt

(Acipenser sturio, Spatularia), so kommt dadurch das Verhalten des Propterygiums mancher Haie zum Ausdruck.

Der einzeilige Radienbesatz des Metapterygium ist auch noch bei *Amia* vorhanden, aber das sie tragende Basale ist noch knorpelig, indess die Radien schon mit einer Knochenscheide versehen sind. Zwei derselben sind in die Gelenkverbindung übergegangen (vergl. Fig. 324 *A*). Die Ossification des Skelets ist vollständiger bei *Lepidosteus*, indem auch das Basale des Metapterygium verknöchert ist. Den bei den Stören und bei Amia bewahrten Charakter des Stammtheiles der Flosse hat es jedoch zum größten Theile eingebüßt, indem es nur noch einen einzigen Radius trägt und den übrigen der den Schultergürtel erreichenden Radien auch an Volum gleichkommt. Während nur noch bei den Stören ein Rest der Radiengliederung verbreitet ist, ist diese bei Amia und Lepidosteus im Verschwinden begriffen, jedem Radius sitzt nur noch ein Knorpelstück als Gliedrudiment an. Von den Stören durch Amia zu Lepidosteus ergeben sich im Maß der Reduction des primären Flossenskelets verschiedene Stufen, auf deren letzter eine Querreihe von Knochenstücken in der Schulterverbindung besteht, von kleinen Knorpelchen d. h. Resten von Radiengliedern gefolgt, Alles ohne hervorragende Bedeutung für den Umfang der Brustflosse, der in seiner Hauptsache von dem secundären Skelet Stütze empfängt.

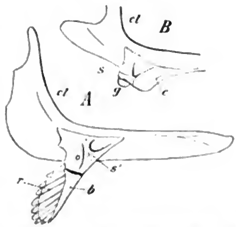
Fig. 323.



Primäres Brustflossenskelet von Acipenser ruthenus nach Entfernung eines Theiles des secundären Skelets. *B* Basale des Metapterygiums. *R* knöcherner Randstrahl des nur theilweise dargestellten secundären Flossenskelets.

Das *vom Integument gelieferte secundäre Skelet* zeigt sich bei Acipenser in Längsreihen von Ossificationen, welche proximal an Stärke zunehmen. Sie bilden knöcherne Stäbchen mit mancherlei Unregelmäßigkeiten in ziemlich paralleler, distal etwas divergirender Anordnung. An beiden Flächen der Flosse liegen ihre massivsten Strecken und schließen sich dicht dem primären Skelet an, welches somit ihre Wirksamkeit vermittelt. Bei den Knochenganoiden sind diese knöchernen Gebilde, *Flossenstrahlen*, mehr specialisirt. Sie sind mehr oder minder deutlich gegliedert, terminal auch in Dichotomie. Es giebt sich darin den Stören gegenüber eine Ausbildung zu erkennen, welche bei den ersteren noch gar nicht begonnen hat. Bei den meisten Ganoiden herrscht die bedeutendste Länge der knöchernen Strahlen am Vorderrande, und nach dem Hinterrande zu findet eine successive Minderung der Längsausdehnung statt. Damit verbindet sich auch eine Abnahme der Stärke. Ein solcher Knochenstrahl hat sich aber vor allen anderen mächtig ausgebildet.

Fig. 324.



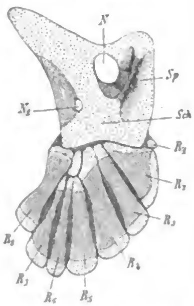
A Schultergürtel und Vordergliedmaße von Amia, *B* von Polypterus. *b* Basale. *r* Radien.

Am Vorderrande der Flosse befindlich und durchaus massiv, greift er bei den Stören auf den ihm benachbarten Knorpel des primären Flossenskelets über, denselben von außen her umfassend, und dadurch bis zum Schultergelenke ausgedehnt (vergl. Fig. 323 *R*). Dieser stachelartig auslaufende *Randstrahl* lässt die nächste Ursache seiner Ausbildung in seiner Lage erkennen. Wie wir die massivere Bildung der Theile des Propterygiums der Selachierflosse zu dem derselben hier begegnenden Widerstande des umgebenden Mediums in causale Beziehung brachten, so wird dasselbe Moment auch auf die knöchernen Skeletbildungen in Wirkung getreten zu betrachten sein. Die Einheitlichkeit des Randstrahles erhöht die Leistungsfähigkeit der gesammten Flosse.

Die bei den Stören nur in einem engen Anschlusse an den vordersten Basalknorpel ausgesprochene Beziehung des Randstrahles ist bei Amia und Lepidosteus in ein neues Verhalten übergegangen. Der Knorpel verlor seine schon bei den Stören eingeschränkte Selbständigkeit, und *ist in die Basis des knöchernen Randstrahles übergegangen*, welche dadurch mit dem Schultergelenke eine legitime Articulation empfängt. So besteht hier wieder ein eclatantes Beispiel für das Aufgehen eines primären knorpeligen Skelettheiles in einen vom Dermalskelete gelieferten Knochen.

Die mit Ausbildung des Dermalskelets der Flosse bei den Ganoiden entstandene Reduction des primären Skelets ließ aber bei allen noch so viel von diesem bestehen, dass daran der von den Selachiern sich ableitende Typus zu erkennen war. Bei den *Teleostei* ist diese typische Structur nur noch in wenigen Abtheilungen erkennbar. Es sind unter den Physostomen vorzüglich die Siluroiden, bei denen noch Andeutungen in jener Richtung, bald durch die größere Zahl zum Schultergürtel gelangter Stücke (Fig. 325 R_1—R_8), bald durch die an denselben ausgeprägte Verschiedenheit bestehen. Die bedeutendere Länge des innersten Stückes erinnert noch am meisten an das Basale des Metapterygiums. Diese Theile erhalten sich zuweilen sogar noch knorpelig, in der Regel aber ist ihre Ossification erfolgt. An diese basalen Elemente des Flossenskelets schließt sich eine Reihe kleinerer, immer knorpelig bleibender Stücke, Reste von Radiengliedern, die bezüglich ihrer Zahl sehr schwanken, und zum Theile aus einer Dichotomie von Radien entsprungen scheinen. Dann bestehen im Flossenskelete zwei Querreihen von Skelettheilen, in der proximalen Reihe liegen die in einer verschiedenen Zahl (3—8) vorkommenden, zumeist knöchernen Basalia, welche differenter Abstammung sind, in einer distalen Reihe wiederum genetisch sehr differente Knorpeltheile.

Fig. 325.



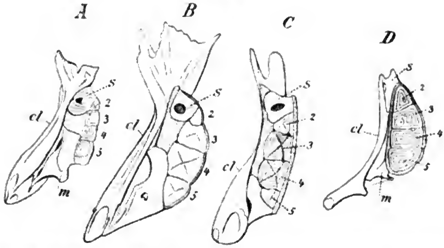
Primärer Schultergürtel und Flossenskelet von Malapterurus electricus. *Sch* Schultergürtel. *Sp* Spange. *N*, N_1 Nervenloch. R_1—R_8 Basalstücke. (Nach SAGEMEHL.)

Bei den Physostomen erhält sich ziemlich allgemein in der gestreckten Gestalt jener Basalia noch ein Anklang an jenen Zustand, in welchem ein Stück des Flossenstammes und Glieder von Radien sie gebildet hatten. Diese alten Zustände verwischen sich allmählich, und es entsteht daraus eine bestimmte Gleichartigkeit (vergl. Fig. 301 *b*). Die vier bei den Teleostei die Regel bildenden Basalia sind jenseits der Physostomen in plattenförmige Gebilde übergegangen, welche damit zugleich in eine engere Verbindung mit dem Schultergürtel treten. Die Beweglichkeit der Basalia mindert sich mit ihrer Verkürzung, und damit treten dann auch Änderungen des Flossengelenkes ein. Während ursprünglich die Flosse mittels der Basalia im Schultergelenke sich bewegt, kommt die Bewegung später in der Verbindung zwischen den Basalia und der distalen Knorpelreihe zu Stande, und die Basalia verlieren dadurch ihre Bedentung und schließen sich zuerst syndesmotisch, später völlig unbeweglich dem Schultergürtel an (z. B. Fig. 301 *C, b*).

Aus diesem erst functionellen, dann auch morphologischen Anschlusse resultirt auch eine noch innigere Vereinigung.

Die unter den Acanthopteren sehr verbreitete Unbeweglichkeit der Basalia am Schultergürtel führt nicht nur zu einer Concrescenz der Theile, sondern sogar zu einem Eintritte von in der Regel vier Basalien in den Schultergürtel selbst, wofür die Cataphracten und manche Andere Beispiele bieten (vergl. Fig. 326).

Fig. 326.



Schultergürtel und primäres Flossenskelet von Teleostei: *A* von Peristedion cataphractum, *B* Trigla hirundo, *C* Hemitripterus acadianus, *D* Gobius guttatus. *cl* Cleithrum. *S* Scapula, *m* Coracoid, beide zum primären Schultergürtel. *2—5* Basalia.

Die erst nur angeschlossenen Stücke (*A*, *2—4*) drängen sich zwischen die beiden ossificirten Theile des primären Schultergürtels (*S*, *C*) ein (*B*) und stellen mit diesen zusammen schließlich eine continuirliche Reihe vor (*C*), wobei sogar der primäre Schultergürtel zu Gunsten der bedeutenderen Basalia eine Reduction erleiden kann (*D*), nachdem seine beiden Bestandtheile (*S*, *m*) fast völlig aus einander gedrängt wurden. Hier sind somit sehr differente Gebilde in engster Vereinigung morphologisch wie physiologisch, alle dienen dem secundären Skelet der Flosse.

Nachdem schon bei Ganoiden das erste Basale des primären Flossenskelets

in den Hautstrahl überging, ist es auch bei den Teleostei von diesem, wo er vorkommt, aufgenommen, wenn es auch noch ontogenetisch als discreter Flossenbestandtheil wahrnehmbar ist. Das *secundäre Flossenskelet* spielt auch bei den Teleostei die Hauptrolle, und in der Ausbildung seiner knöchernen Radien, der Art ihrer Gliederung und distalen Dichotomie ergeben sich außerordentlich mannigfaltige Erscheinungen, wie solche auch durch Freiwerden einzelner Radien (Trigla) oder durch Reductionen ganzer Abschnitte sich bemerkbar machen.

Durch die Ausbildung des secundären Flossenskelets gelangt die gesammte Flosse auf eine höhere Stufe. Das leichtere Gefüge der gegliederten Knochenstrahlen gestattet nicht bloß eine größere Ausdehnung der Flossenfläche, sondern verleiht auch den einzelnen Abschnitten viel selbständigere Beweglichkeit, womit auch eine Differenzirung der Muskulatur einhergeht.

Wie der Schultergürtel, ward auch das Skelet der Flosse in anderer, oft sehr verschiedener Weise aufgefasst. Man dachte sich, von höheren Zuständen ausgehend, die Flosse als Hand und betrachtete demzufolge die Basalia als Carpusstücke, den Arm im Schultergürtel suchend! Das Hautskelet hat zuerst C. BRUCH (Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. IX. S. 166) schärfer vom primären unterschieden und an letzterem zugleich neue Deutungsversuche gemacht. Die Ableitung der Skelettheile der Ganoiden und Teleostei ward von mir durchgeführt, indem ich von der noch von BRUCH geübten Vergleichung absah und zu dieser erst von niederen Formen ausgehend zu gelangen suchte (Untersuch. z. vergl. Anat. der Wirbelthiere. II.).

Zu den Umgestaltungen des *primären Flossenskelets* gehört die bedeutende Verlängerung einzelner Stücke, wie bei Lophius, Chironectes. Bemerkenswerth ist auch die bedeutende Ausbildung der in der Regel kleinen Knorpelstücke der distalen Reihe. Ich fand sie bei Orthagoriscus als radienartige Stücke. Bedeutender ergeben sich die Modificationen am *secundären Skelet*. Der Randstrahl erhält bei Siluroiden und Loricariern eine mächtige Stärke, er kann bedeutende Zähnelungen darbieten, bei manchen Welsen dominirt er in der Flosse, durch einen besonderen Mechanismus fixirbar. Dieses ist auch bei manchen Fischen aus anderen Abtheilungen der Fall (Gasterosteus). Die größte Ausdehnung bietet das secundäre Skelet bei den verschiedenen Abtheilungen angehörigen Flugfischen (Exocoetus, Dactyloptera).

Über das Flossenskelet s. außer den vorhin citirten Schriften von mir und von BRUCH des Letzteren Osteologie des Rheinlachses und zahlreiche Monographien, die in der allgemeinen Literatur über Fische angeführt sind. Ferner R. KNER, Über den Flossenbau der Fische. Sitzungsber. d. K. Acad. zu Wien. Bd. XLI—XLIV. SWIRSKI (op. cit.) und WIEDERSHEIM (op. cit.).

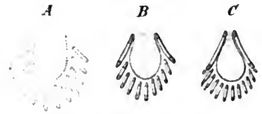
Fernere Gestaltungen des Flossenskelets.

§ 147.

Von den Selachiern ausgehend, konnten wir durch Ganoiden zu Teleostei eine Formenreihe von Zuständen verfolgen, in welchen das Archipterygium durch Übertritt von Radien zur Articulation mit dem Schultergürtel nur im Metapterygium zu erkennen war, und durch distale, unter dem Einflusse der Ausbildung des dermalen Flossenskelets erfolgte Reductionen allmählich bis auf ein basales Stück verschwand. Diesem einen basalen Stück hatten sich noch einige andere angeschlossen,

die den direct an den Schultergürtel getretenen Radien entstammten, und so vollzog sich allmählich eine völlige Umgestaltung des primären Flossenskelets. Dieser Reihe stellt sich eine andere, aber in zwei Richtungen divergirende gegenüber, in welcher zwar keine vollständige Conservirung des Archipterygiums, aber doch ein bedeutender Theil desselben besteht. Die den Ganoiden zugerechnete Abtheilung der Crossopterygier und die Dipnoer tragen jene Flossenbildung.

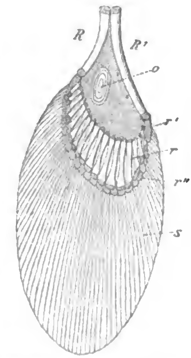
Fig. 327.



A hypothetischer Formzustand bei **Undina**, schematisch. *B*, *C* Übergang zu lebenden **Crossopterygiern**.

Die *Crossopterygier* bieten in der Mehrzahl ihrer fossilen Formen verlängerte Brustflossen, an deren beiden Rändern dermale Flossenstrahlen aufgereiht sind. Vom inneren, primären Flossenskelet hat sich bei den verlängerten Flossenformen nichts erhalten. Es bestand wahrscheinlich aus Knorpel. Aber bei einem Crossopterygier mit verkürzter und verbreiterter Flosse sind Bestandtheile eines inneren Skelets wahrnehmbar (Undina). Verknöcherte Radien besetzen in gleichmäßiger Ausbildung den plattenförmigen inneren Theil, welcher wahrscheinlich aus Knorpel bestand. Gegen ältere Formen tritt nur die Verkürzung der Flosse hervor, welche am Stamme zum Ausdrucke kam. Damit ist der Schlüssel zur Erklärung des Flossenskelets der lebenden Crossopterygier gefunden. Hier ist eine in der Mitte befindliche Knorpelplatte von Radien (Fig. 328 *R*, R^1, *r*) umsäumt. Die Radien sind sämmtlich ossificirt bis auf das proximale und distale Ende, und an letzteres fügen sich kleinere Knorpelstücke (*r'*, *r''*), Reste von Gliedstücken der Radien. Es sind also an diesen Radien Gliederungen vorhanden, vielleicht bestanden auch Theilungen, denn die Anzahl der kleinen Knorpelchen ist größer als die Zahl der Radien selbst. Von den Radien haben die beiden marginalen eine ganz bedeutende Ausbildung gewonnen, so sehr, dass ich sie früher als Pro- und Metapterygium gedeutet hatte, sie sind aber außer durch den Umfang durch nichts Wesentliches von den kleineren Radien verschieden, *denn mit ihrer Ausbildung hängt auch der Eintritt im Schultergelenk zusammen* (vergl. Fig. 328), *und von dieser wieder der Ausschluss des knorpeligen in einer Platte bestehenden Flossenstammes vom Schultergelenk. Der Flossenstamm ist abgedrängt, nachdem knöcherne Gebilde, Radien, die Function*

Fig. 328.



Brustflosse von **Polypterus**. *R* lateraler, R^1 medialer Randradius. *r* innere Radien. *r'*, *r''* Endglieder. *S* knöcherne Flossenstrahlen. *o* Ossificationen des knorpeligen Flossenstammes.

der Verbindung des gesammten Flossenskelets mit dem Schultergürtel übernommen haben.

In Vergleichung mit Undina trifft sich also hier ein höherer Zustand ausgebildet, welcher auf das Archipterygium zurückleitet, dessen Stamm sich aber ungegliedert darstellt. Ob er diesen Zustand von den Vorfahren ererbt hat, oder aus einem gegliederten Stamm entstand, ist nicht zu entscheiden, und es wird Letzteres nur wahrscheinlich durch die Thatsache der viel bedeutenderen Länge, welche den Flossen der meisten Crossopterygier zukam.

Von dem Verhalten bei *Polypterus* weicht *Calamoichthys* nur in unwesentlichen Punkten ab, am meisten durch mindere Zahl der kleinen Radien. Auch die dermalen Flossenstrahlen sind einfacher und an Zahl geringer, aber nicht mit der Zahl der Radien sich deckend.

Für die gegebene Deutung des Flossenskelets bildet das Herantreten von Radien zum Schultergürtel den Angelpunkt, denn von ihm leitet sich nicht nur die Vergrößerung jener beiden Radien, sondern auch die Ausschließung des Flossenstammes vom Schultergelenk ab. Der Antritt von Radien zum Gelenk ist aber keine neue Erscheinung, wir fanden sie schon bei Selachiern, aber nur auf einer Seite, da die andere unproductiv sich zeigt. Ein Wettbewerb mit dem Flossenstamme war dort ausgeschlossen. Er tritt erst bei Crossopterygiern auf, wo die Radien durch ihre Ossification das functionelle Übergewicht über den knorpeligen Flossenstamm erhielten. Die ihm bei Polypterus zukommende Knochenplatte (Fig. 328 *o*) ist ein später Erwerb. Ich vermisste sie bei Calamoichthys.

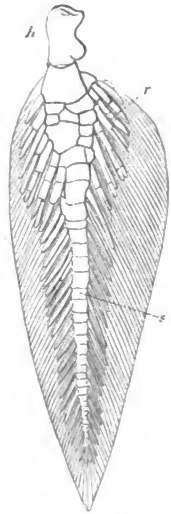
Das Bestehen eines knorpeligen Flossenstammes verknüpft die Crossopterygier mit Amia, wo die Radien structurell mit denen der ersteren übereinstimmen, aber die einseitige Anordnung der Radien am Stamme liefert für Amia eine nicht unwichtige Differenz. Mit der Erklärung der Crossopterygierflosse aus dem Archipterygium ist nicht zugleich das Primitive ausgedrückt, und speciell bei den Polypterinen zeigt sich in der zwischen den Radien eingetretenen Differenzirung ihres Volums eine weitere Entfernung von jenem Zustande als bei Undina, während diese wieder den schmalflossigen Crossopterygiern gegenüber in einem veränderten Zustande sich befindet. Aber in diesen Veränderungen waltet der Typus des Archipterygiums und ist als deren Ausgangspunkt erkennbar, wie er es auch von den Selachiern aus war. Auch durch diese Art der Flossenstructur entfernen sich die Crossopterygier von den Amiaden und Lepidosteinen viel weiter, als diese beiden unter sich.

Bemerkt sei noch, dass dem kürzeren der beiden zur Articulation gelangten Radien noch ein Knorpelstückchen angeschlossen ist, welches wie ein nicht in die Reihe gelangter Radius, dem auch die Ossification versagt blieb, sich ausnimmt. Er scheint ein beständiges Vorkommen zu besitzen. In der Figur ist er nicht mit dargestellt.

Obwohl noch als zweifellose Flosse sich darstellend, bietet die Gliedmaße der Dipnoer durch mancherlei Einrichtungen eine besondere Bildung, welche nicht direct in die Formenreihe sich einfügt, welche uns von den Selachiern zu Ganoiden und Teleostei leitete. Wir stellen sie hier ans Ende jener Reihe, aber keineswegs als Fortsetzung derselben, sondern weil sie mit einem anderen Typus Andeutungen eines höheren Zustandes verbindet. Von den lebenden Formen bietet die eine die Flosse in Ausbildung (*Ceratodus*), die anderen sie in Reduction dar (*Protopterus*, *Lepidosiren*). Wir wählen die erstere zu unserer Darstellung. Am

durchaus knorpelig bleibenden Skelet unterscheiden wir einen Stamm, welcher mit dem ansehnlichen, sehr beweglichen basalen Abschnitt (*h*) beginnt und erst mit einem großen Stück, dann mit zahlreichen einander sich folgenden kleinen durch die Länge der Flosse sich erstreckt. Auf diesem Verlaufe ist der Stamm von jenseits des ersten Abschnittes an beiderseits mit Radien besetzt, und das Skelet erscheint damit als ein ausgebildetes *biseriales Archipterygium*.

Fig. 329.



Brustflossenskelet von Ceratodus Forsteri. 1/3. *h* Basale des Flossenstammes. *s* Glieder des letzteren. *r* Radien. Darüber hinaus die Hornfäden.

Der radientragende Abschnitt repräsentirt durch die mindere Beweglichkeit der in ihm befindlichen Knorpelstücke ein Ganzes, gegenüber dem nicht mit Radien besetzten Basale (*h*), gegen welches er sehr frei beweglich ist. Der Flossenstamm bietet in seiner Gliederung am radientragenden Abschnitte zahlreiche individuelle Verschiedenheiten in der Form und Anordnung der Knorpelstücke, die bald gerade bald schräg an einander stoßen. Sie machen bei Vergleichung mehrerer Exemplare den Eindruck einer noch nicht zur Geltung gekommenen Constanz. Auch am Radienbesatz zeigt sich das. Die Radien sind lateral stärker als medial (hinten). Besonders die proximalen Radien sind mit Gliederung versehen; an den distalen nimmt diese ab, und man trifft auf einfache Radien. An der medialen Seite sitzt der erste proximale Strahl mit einem sehr verbreiterten Gliede am Stamme, und theilt sich in zwei gegliederte Strahlen. Verbreiterungen der Basalglieder der Radien bestehen auch in der anderen Radienserie und solche Stücke drängen sich oft zwischen die Glieder des Flossenstammes ein, dass sie dadurch Theile des Stammes zu bilden scheinen (Fig. 329).

Die Beurtheilung dieses Flossenbaues muss uns zu den Selachiern führen, mit denen auch das, das Gerüst der Flosse verbreiternde Vorkommen von *Hornfäden* übereinstimmt. Der bei Selachiern nur terminal vorhandene zweizeilige Radienbesatz, wie er bei Xenacanthus am deutlichsten sich darstellt (Fig. 319), ist bei Ceratodus noch mehr über die Flosse ausgedehnt, und fehlt nur dem Basalstücke. Darin liegt eine Differenz, welche nur so gedeutet werden kann, dass beide Zustände von einem gemeinsamen entstanden, in welchem nur ein Stamm mit wenigen biserialen Radien vorhanden war. Bei den Selachiern vergrößerte sich der Stamm, unter Vermehrung nur der lateralen Radien, bei den Dipnoern fand diese Vermehrung an beiden Seiten statt. Während aber bei Selachiern die lateral vermehrten Radien successive zum Schultergürtel gelangten und damit

Meso- und Propterygium entstehen ließen, fand bei den Dipnoern kein solcher Übertritt statt, und dadurch ward die Abgliederung und bedeutendere Ausbildung des Basale ermöglicht, welche wohl nur einen Theil des Basale des Metapterygiums der Selachier vorstellen dürfte.

Wenn beachtet wird, dass in der Ausbildung jenes Pro- und Mesopterygium bei Selachiern überaus differente Zustände bestehen, welche zum größten Theil von der Anzahl der nicht mehr am Mesopterygium befindlichen Radien beherrscht werden, wenn man ferner nicht ignorirt, dass in manchen Fällen nur zwei Radien in jenes Verhalten gelangten, ja dass sogar alle Strahlen von einem einzigen Basalstück, welches jenem des Metapterygiums anderer Selachier homolog ist, ausgehen können (Scymnus), so ergiebt sich für Ceratodus die Erkenntnis des gleichen Typus, der im Archipterygium begründet ist. In der Abgliederung und der damit erlangten freieren Beweglichkeit eines basalen Stückes ist aber für die Dipnoer ein Fortschritt ausgedrückt, welcher eine neue Eintheilung des Gliedmaßenskelets erfordert. Die eigentliche Flosse bleibt noch ein einheitlicher Complex, welcher in freierer Beweglichkeit mit einem in der gleichen Art mit dem Schultergürtel articulirenden Skelettheil (*h*) verbunden ist, und in diesem letzteren erkennen wir das Vorbild eines *Humerus* (A. Schneider).

Dieser Abschnitt ist auch bei *Protopterus* gesondert, und trägt auch hier einen aus Knorpelgliedern bestehenden Stamm, welcher aber nur einzeilige Knorpelstäbchen als Radien trägt. Dass hier eine Reduction vorliegt, ist sehr wahrscheinlich, wenn sie auch nicht von genau demselben Zustande, wie er bei Ceratodus ausgebildet ist, ihren Ausgang nahm.

Eine weitere Reduction besteht bei *Lepidosiren*, bei welchem der Radienbesatz des Stammes verschwunden ist, so dass das Flossenskelet, wieder mit dem vorerwähnten Stück beginnend, durch einen gegliederten distal verjüngten Knorpelstab dargestellt wird.

Wie schon bei den Selachiern im Baue des Flossenskelets manche individuelle Differenzen auftreten, so fehlen solche auch bei Ceratodus nicht, ergeben sich sogar bei der Vergleichung der verschiedenen Darstellungen als recht bedeutende. Die oben gegebene Figur giebt eine sehr genaue Darstellung ohne alle Schematisirung. Man vergleiche sie mit anderen Abbildungen. Die Variationen betreffen vorzüglich die Radien, an denen Theilungszustände mannigfaltiger Art und ebenso Gliederungen in verschiedener Weise vorkommen. Diese *Variation* darf auf einen noch nicht stabil gewordenen, noch im Flusse befindlichen Zustand gedeutet werden. Von Wichtigkeit sind Befunde, welche eine *Sprossung* erkennen lassen, die bald vom Stamme auszugehen scheint, bald an den Radien und ihren Gliedern sich findet. *Ich sehe darin einen Rest des Vorganges, aus welchem das Archipterygium entstand.*

Für das Flossenskelet der Dipnoer siehe Peters (op. cit.). Günther (op. cit.). Huxley, On Ceratodus Forsteri. Proceed. Zoolog. Soc. 1876. Howes, On the skeleton and pectoral fins of Ceratodus. Proceed. Zool. Soc. 1887. Ebenda auch die übrige Literatur. A. Schneider, Über die Flossen der Dipnoer und die Systematik von Lepidosiren und Protopterus. Zool. Anzeiger. Bd. IX. S. 521—524, 1886. und Zoolog. Beiträge. Bd. II (Zool. Anz. Bd. IX. S. 523). C. Gegenbaur (l. c.). Neuerlich Wiedersheim (op. cit.).

b. Skelet der freien Gliedmaße der Tetrapoden.

Verknüpfung mit niederen Zuständen.

§ 148.

Eine weite Kluft trennt die Organisation der Flosse von jener, welcher wir von den Amphibien an im Armskelet begegnen. Bis zu den Dipnoern hin bildet dort die Flosse eine mechanische Einheit, wird als Ganzes bewegt und fungirt in dieser Richtung. Wenn auch ihre einzelnen Abschnitte gleichfalls beweglich sind, so kommt diese Beweglichkeit, wie sie besonders mit der Ausbildung des Hautskelets der Flosse bei Ganoiden und Teleostei sich darstellt, mehr in einer Entfaltung und Zusammenfaltung der Flosse oder in noch untergeordneteren Actionen zum Ausdruck, und für die eigentliche Ortsbewegung spielt die Flosse, wie aus Versuchen nachzuweisen, noch eine untergeordnete Rolle. Die Rumpfmuskulatur bildet den locomotorischen Apparat und die Brustflosse dient, wenigstens in der Regel, mehr der Statik des Körpers.

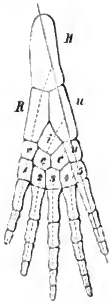
Damit bildet der Eintritt der Gliedmaßen in ausschließlich locomotorische Function einen Gegensatz und dieser spricht sich auch im Skeletbau aus. An der Stelle der fast allgemein in der Flossenbildung bestehenden mehrfachen, mit dem Schultergürtel articulirenden Skeletstücke trifft sich jetzt ausschließlich *ein einziges* in jener Verbindung, und erst distal sind diesem mehrfache Skeletstücke, einzelnen Abschnitten der Gliedmaße zu Grunde liegend, angefügt.

Eine Reihe von Übereinstimmungen lässt das Skelet der Gliedmaßen der höheren Wirbelthiere mit jenen der niederen verknüpfen, wie es zuerst durch mich geschehen ist. Wenn wir nicht von einem einzelnen gebildeten Zustande ausgehen, wie er da oder dort verschiedenartig ausgebildet ist, sondern *aus der Summe* der Organisation das Gemeinsame aufsuchen, so gelangen wir zur Erkenntnis jenes Zusammenhanges. Für das Flossenskelet hat sich das *Archipterygium* als mannigfachen Zuständen zu Grunde liegend ergeben. Wir konnten sehr verschiedene Einrichtungen von daher ableiten und die Continuität der Reihenbefunde führte zu manchem extremen Verhalten. Sollte dasselbe Archipterygium auch in der Gliedmaße der höheren Wirbelthiere vorhanden sein? Wir finden *ein Knorpelstück als Stamm, welches mit Radien besetzt ist*, die sich wie der Stamm in Abschnitte gliedern (Fig. 330). Diese Gliederung ist transversal. Ihre Producte werden wir bei den Amphibien kennen lernen. *Die ganze Gliederung entspricht der neuen Function der Gliedmaße als locomotorischem Werkzeug.* Die einzelnen Abschnitte wirken daher als Hebelarme; die Gliedmaße gestaltet sich zu einem *Hebelsystem.* Dieses kommt erst allmählich zur Entfaltung, wie denn auch ein Stück dieses Sonderungsvorganges noch nachweisbar ist.

Der erste Abschnitt erscheint als der zuerst selbständig gewordene. Wie sich bei den Dipnoern das Basalglied vom Stamme des Archipterygiums, durch Erwerbung größerer Beweglichkeit, gelöst hat, so hat auch der erste Zustand des Armskelets mit der Sonderung eines gleichen Theils, des Humerus, begonnen. Noch bei den urodelen Amphibien bildet das übrige Armskelet einen mechanischen

Gegensatz zum Humerus, indem alle seine bereits morphologisch gesonderten Abschnitte unter sich eine geringe Beweglichkeit besitzen, jedenfalls viel geringer als die Verbindung mit dem Humerus ist. So besteht also hier in diesem Complex *eine functionelle Einheit*, und man darf sagen, dass die Gliedmaße nur zwei Hauptabschnitte enthält, davon einen an der Vordergliedmaße der *Oberarm*, den anderen der *Unterarm mit der Hand* vorstellt. Damit wird an die Dipnoer erinnert, wenn wir auch die Amphibien nicht von Dipnoern in derselben Organisation, wie sie ihre noch lebenden Verwandten besitzen, abzuleiten vermögen. Indem sich die Sonderung des Gliedmaßenskelets, aus einem indifferenten Formzustande als ein allmählich erfolgter Vorgang ergiebt, könnte der bereits die Elemente von Vorderarm und Hand enthaltende Abschnitt als *Chiropterygium* unterschieden werden, wenn auch diese Beziehung für eine etwas andere Auffassung Verwendung fand.

Fig. 330.



Schema eines pentadactylen Gliedmaßenskelets. Bezeichnung aus der folgenden Tabelle zu ersehen.

Ob dieser Gliedmaßenbefund bereits bei den nächsten Vorfahren der Amphibien bestand ist uns unbekannt, es ist aber wahrscheinlich, dass sie jene in zwei Hauptabschnitte gegliederte Form besaßen, und daß diese bereits als locomotorisches Organ, zunächst als Ruder diente. Mit dem Beginne einer terrestrischen Lebensweise, welche wohl durch den Aufenthalt in seichtem Wasser sich vorbereitete, wird die Fortsetzung der Gliederung auch an dem bisher mechanisch einheitlichen Endabschnitte zu Stande gekommen sein, denn erst wenn die Gliedmaße den Boden berührt, können die jene Gliederung bedingenden Ursachen zur Wirkung kommen.

Die Zahl der Radien normirt sich auf *vier* oder auf *fünf*, je nachdem man den Stamm in einen Radius fortgesetzt sich vorzustellen hat, oder nicht. In dieser Hinsicht bestehen verschiedene Auffassungen. Nach Erkenntnis der Structur des Carpus und Tarsus war es nicht sehr schwer den Radienaufbau im Gliedmaßenskelet auf ein *einreihiges* Archipterygium zu gründen, wobei die Achse des Stammes längs des einen oder des anderen Randes der Gliedmaße verlaufen mochte. In Fig. 330 ist aus den eingezeichneten Linien die Beziehung des Skelets zu einem einreihigen Archipterygium zu ersehen. Die sich hinsichtlich des Archipterygiums erweiternde Erfahrung, welche in der biserialen Form den Ausgangspunkt immer klarer erscheinen ließ, musste gegen die uniseriale Unterlage Bedenken erwecken. Aber dann ergeben sich für die Deutung des Skelets nach dem biserialen Typus beträchtliche Schwierigkeiten, denn es ist der Stamm, wenn er auch proximal im Verbindungsglied mit dem Gliedmaßengürtel zu erkennen ist, doch nicht fernerhin nachzuweisen, denn hier kommen zwei Skelettheile in Betracht. Hierfür aber ist keine Stammform bekannt. Damit werden wir uns vorerst zu bescheiden haben. Es ist aber schon in den ersten bei Amphibien auftretenden Zuständen ersichtlich, dass beiderlei Gliedmaßen die gleiche Form zu

Grunde liegt, in welcher Gleichheit sich somit bei den Tetrapoden ein Zustand ausspricht, wie wir ihn auch bei Fischen trafen, wo die primitive Gleichartigkeit der Gliedmaßen in einzelnen Abtheilungen, wie z. B. bei den Dipnoern, dauernd sich erhielt.

Die Beschränkung des Archipterygiums auf die Fische isolirt keineswegs absolut die Tetrapoden-Gliedmaße, denn es kann deren Zustand mittelbar einer das Archipterygium als Grundlage besitzenden Form entsprungen sein. Dafür ward ein Nachweis versucht (KLAATSCH), und an der Vordergliedmaße von Polypterinen konnten manche Punkte mit Amphibien verglichen werden. Die Crossopterygier würden demgemäß die Anfänge zu jenen neuen Zuständen des Gliedmaßenskelets bieten. Dabei würde freilich noch Manches neuer Thatsachen zur Feststellung bedürfen.

Am Skelet der freien Extremität, an Vorder- wie an Hintergliedmaßen, bestehen nicht nur die gleichen großen Abschnitte, sondern auch innerhalb derselben, da wo sie aus kleineren Skeletstücken sich aufbauen, finden wir diese letzteren mehr oder minder in Übereinstimmung. Die Verbindung mit dem Stamme stellt allgemein ein einziges Skeletstück her, Oberarm- oder Oberschenkelknochen. Den Vorderarm bilden zwei Stücke, ebenso wie den Unterschenkel, worauf jeweils Handskelet und Fußskelet folgen. Der auf Vorder- oder Unterarm, sowie auf den Unterschenkel folgende Abschnitt, Carpus und Tarsus, ergiebt in der Hauptsache gleichfalls Übereinstimmung. In einer proximalen Reihe finden sich drei Stücke, davon das mittelste Intermedium noch zwischen die Vorderarm- und Unterschenkelknochen einspringen kann. Die beiden marginalen sind Radiale (Tibiale) und Ulnare (Fibulare). Fünf Stücke bilden eine distale Reihe, Carpalia oder Tarsalia (1—5), den Mittelhand- oder Mittelfußknochen entsprechend. Zwischen proximaler und distaler Reihe ist der Ort für zwei Centralia, die häufig durch ein einziges repräsentirt sind. In der folgenden Übersicht sind die Homodynamien der einzelnen Bestandtheile des freien Gliedmaßenskelets dargestellt.

Vordere Extremität		Hintere Extremität
Humerus	=	Femur
Radius	=	Tibia
Ulna	=	Fibula

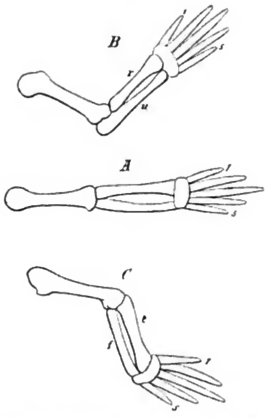
Carpus in umgebildeter Form		Carpus in primitiver Form		Tarsus in primitiver Form		Tarsus in umgebildeter Form
Scaphoid	=	Radiale	=	Tibiale	=	Astragalus der Säugethiere (Tibiale + Intermedium)
Lunatum	=	Intermedium	=	Intermedium		
Triquetrum	=	Ulnare	=	Fibulare	=	Calcaneus
Centrale (Intermedium CUVIER)	=	Centrale (1+2)	=	Centrale (1+2)	=	Scaphoid (Naviculare)
Trapezium	=	Carpale 1	=	Tarsale 1	=	Cuneiforme 1
Trapezoides	=	Carpale 2	=	Tarsale 2	=	Cuneiforme 2
Capitatum	=	Carpale 3	=	Tarsale 3	=	Cuneiforme 3
Hamatum (Carpale 4 + 5)	=	Carpale 4	=	Tarsale 4	=	Cuboides (Tarsale 4 + 5)
		Carpale 5	=	Tarsale 5		

Für Finger und Zehen sind die Gliedstücke an Metacarpus und Metatarsus wie endlich die Phalangen in ihren wechselseitigen Beziehungen leicht zu bestimmen. Als außerhalb des Carpus liegend und desshalb hier nicht mit aufgeführt hat das »*Pisiforme*« zu gelten, welches erst mit den Reptilien erscheint. Es schließt sich dem Ulnarrand des Carpus, meist dem Hamatum an. Ist von dunkler Herkunft.

Die untenstehende Figur giebt für beiderlei Gliedmaßen gültig das Verhalten der Theile der Hand oder des Fußes, wobei zu erwägen ist, dass es sich dabei nicht um die Abbildung irgend eines Einzelfalles, sondern um eine Summe von Erfahrungen handelt, die in Abstraction hier wiedergegeben sind.

Stellt dieses Gliedmaßenskelet ein bedeutend vereinfachtes Gebilde vor in Vergleichung mit den Flossenskeleten, wo sie, wie an der Vordergliedmaße ihre bedeutendste Entfaltung boten, so kommt doch gerade in der einfachen Bildung die höhere Bedeutung in der Anpassung an das terrestrische Leben zum prägnanten Ausdruck. Wenn die Flosse noch so ansehnlich war, so wirkt sie doch in der Hauptsache wie ein Hebelarm (es ist mir wohl bewusst, dass dabei noch viele andere Dinge eine Rolle spielen: Verbreiterung, partielle Actionen etc.), während an dem terrestren Apparate die zu Stande gekommene transversale Gliederung ein zunächst auf drei Gliedern beruhendes *Hebelsystem* gebildet hat.

Fig. 331.



Gliedmaßenstellungen: *A* Indifferenzzustand. *B* Vordergliedmaße. *C* Hintergliedmaße. (Schematisch.)

Beiderlei Gliedmaßen gelangen zugleich mit dem Erwerb einer anderen Function in eine Differenzirung, indem jede besondere Leistungen übernimmt und sich demgemäß in ihren Bestandtheilen in Form oder in Lage modificirt. Damit verliert sich die Gleichartigkeit der Stellung von beiderlei Gliedmaßen. Wenn wir in Fig. 331 *A* eine Gliedmaße in indifferentem Zustande, etwa von der Dorsalseite gesehen, uns vorstellen, so sind mit der Umbildung in ein Armskelet hauptsächlich folgende Veränderungen erfolgt. Am Humerus wird eine Winkelstellung nach hinten bemerkt, die aber nicht der gesammten Gliedmaße zukommt, da eine bedeutende Änderung im Ellbogengelenk vor sich geht. Sowohl an den Vorderarmknochen als auch am Humerus kommen die anfänglich vorwärts gekehrten Theile in laterale Lage, dann nach

hinten zu, so dass der Radius mit seinem Gelenk am Humerus sich über die Ulna und ihre Verbindung erhebt. Am Ende kreuzen sich hier beide Knochen des Vorderarms und dieser erhält unter nach vorn offenem Winkel die *Pronationsstellung*. An der Ulna kommt das Olecranon als ein Hemmungsfortsatz der Streckung zur Entfaltung. Auch an der Verbindung der Hand mit dem Vorderarm bildet sich, allerdings später, eine Winkelstellung aus.

Während an der Vordergliedmaße im Ganzen eine Richtung nach vorn erfolgt, kommt der hinteren (Fig. 331 *C*) ein gegentheiliger Zustand zu. Der im Kniegelenk entstandene Winkel ist nach hinten geöffnet, so dass der Unterschenkel dorthin sieht, wobei aber die Tibia, ähnlich wie am Vorderarm der Radius, zum bedeutendsten Knochen wird. Aber sie erwirbt die Hauptverbindung und der Fibula kommt keineswegs eine der Ulna ähnliche Bedeutung zu. Auch für den Fuß wird eine Winkelstellung zum Unterschenkel, allerdings mit manchen Besonderheiten.

Diese hier nur in der Kürze angegebenen Veränderungen sind mit differenten Leistungen entstanden, welche wir an beiderlei Gliedmaßen von jetzt an geknüpft sehen. Sie bedingen die Locomotion auf dem Lande, wobei der Vordergliedmaße die Initiative zukommt. Der Vollzug des Differenzirungsvorganges beginnt bei Amphibien und ist bei Reptilien weiter gediehen, mehr noch bei Säugern, bei denen zugleich die bei einem Theile der Reptilien schon zu Stande gekommene Erhebung über den Boden Platz griff. Dass bei dieser Veränderung Hand und Fuß stets gleichmäßig in Berührung mit dem Boden sich befanden, würden wir nicht zu betonen brauchen, wenn nicht andere, den Process nicht phylogenetisch erfassende Vorstellungen auch in neuerer Zeit zu gegentheiligen Meinungen geführt hätten.

Die aus der Differenzirung beider Gliedmaßen entstandene *Pronationsstellung* der Vorderextremität knüpft an die höhere Bedeutung an, welche dieser Gliedmaße zu Theil ward. Die Supinationsstellung ist ein späterer und dann auch nur ein temporärer Erwerb. In ihr hat die Gliedmaße keineswegs ihre Normalstellung, wie Anatomen behauptet haben und wie schon danach, dass sie *nirgends* dauernd realisirt ist, als beträchtlicher Irrthum sich erweist. Auch ontogenetisch macht sich keine Supinationsstellung geltend. Der Handteller ist bekanntlich bei Säugethierembryonen in medianer Richtung, ähnlich der Fußsohle. Die Veränderung des Skelets in der Vordergliedmaße ist von einer *Drehung* (*Torsion*) des *Humerus* begleitet, die sich theilweise noch während der Ontogenese vollzieht. Sie wird von Manchen in Abrede gestellt. Ch. Martins, Nouvelle comparaison des membres pelviens et thoraciques chez l'homme et les mammifères. Mém. Acad. des Sc. et lettres de Montpellier. III. 1857, ferner desselben Ostéol. comp. des articulations du coude et du genou. Ibid. 1862. J. P. Durand (de Gros), Les origines animales de l'homme éclairées par la physiologie et l'anatomie comparatives. Paris 1871. C. Gegenbaur, Über die Drehung des Humerus. Jenaische Zeitschr. Bd. IV; auch Grundzüge der vergl. Anat. 2. Aufl. 1870. S. 704.

In der Vergleichung von beiderlei Gliedmaßen haben sich manche eigenthümliche Vorstellungen bemerkbar gemacht, indem man als Vergleichungsobjecte sehr verschiedene Dinge nahm. Hier handelt es sich aber um *Homodynamien* und nur um solche.

Die Objecte sind *Wiederholungen* in einer Reihe angeordneter Theile, wie wir ihnen auch an den Kiemenbogen, ebenso an den Rippen etc. begegnen. Der Nachweis einer Gleichartigkeit der Structur am dritten Kiemenbogen mit jener des vierten oder fünften begründet eine Homologie der Reihe, wenn er auch Verschiedenheiten aufdeckt. Wie die Differenz aus einer Gleichheit entstand, liegt in der Aufgabe. Jene andere Art der Vergleichung setzt außer der bilateralen Symmetrie auch eine Antitropie voraus. Vorn und hinten sind zu einander symmetrisch; die rechte Vorderextremität ist in der Antitropie homolog der linken hinteren. Nicht die Großzehe hat ihr Homologon am Daumen, sondern am kleinen Finger; denn diese sind einander »antitropisch«. Diese Methode hat kein die Erkenntnis förderndes Ziel. S. darüber P. Eisler, Die Homologie der Extremitäten, morpholog. Studie. Abh. d. naturf. Ges. zu Halle. Bd. XIX. Enthält sonst viel Gutes.

Bezüglich der von Klaatsch versuchten Ableitung des Gliedmaßenskelets (Festschrift für Gegenbaur. Bd. I. 1896) ist richtig, dass man auf dem eingeschlagenen Wege zu der Ableitung jenes Skelets von bei Crossopterygiern realisirten Befunden gelangen kann, wobei dann Radius und Ulna in gewissem Sinne einander homolog wären, beide aus Seitenstrahlen entstanden. Mit dieser das ganze Archipterygium zu Grunde legenden und von nur einseitigem Radienbesatz eines Stammes absehenden Vorstellung wäre ein bedeutender Fortschritt gegeben, wenn nicht in alle bei dieser Frage spielenden Punkte viel Hypothetisches sich einmischte und mit solchen Annahmen auch in anderer Weise eine Grundform construirbar wäre, wie das ja auch in der That geschehen ist.

C. Vom Armskelet.

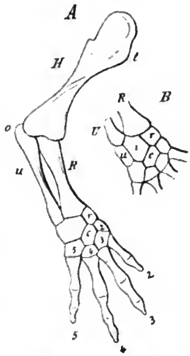
§ 149.

Schon die bei den *Amphibien* vorhandene Organisation des Armskelets bietet die Anpassung der Gliedmaße an den Landaufenthalt. Unterarm und Hand repräsentiren zwar noch bei Urodelen eine als Ruder beim Schwimmen verwendbare functionelle Einheit, aber der Humerus tritt dabei von ziemlicher Länge auf und bietet manche Differenzirungen seines Relief. Gegen den Zustand, welchen der homodyname Skelettheil z. B. in der Dipnoerflosse darbot, macht sich ein bedeutender Fortschritt bemerkbar. Ein gewölbter Gelenkkopf gestattet, wie schon dort, freie Bewegungen im Schultergürtel, aber an den folgenden Skelettheilen sprechen sich ganz anders geartete Verhältnisse aus. Zwei *Unterarmknochen* tragen das Handskelet, an welchem eine Anzahl kleinerer, größtentheils knorpelig bleibender Stücke das *Carpus* bildet, von welchen nur vier *Finger* ausgehen. Da wir in den höheren Abtheilungen deren fünf finden, wie auch die Hintergliedmaße der Amphibien fünf Zehen besitzt, und ein Rudiment eines ersten Fingers bei Anuren sich erhalten hat, wird man sich der Annahme vom Verluste eines Fingers nicht verschließen können, wenn auch die Ontogenese, wie es der Fall ist, nichts davon offenbart.

Die Bestandtheile des Unterarmskelets, *Radius* und *Ulna*, bieten eine wichtige Differenzirung, die z. Th. schon oben erwähnt ist. Der bei den Urodelen distal verbreiterte Radius articulirt proximal am Humerus an einer vorwärts gekehrten Gelenkwölbung, indess die Ulna lateral davon und nach hinten ausgedehnt am Humerus Platz greift. Der proximale Vorsprung der Ulna stellt das *Olecranon* vor (Fig. 332 *o*).

Die Ulnarverbindung mit dem Humerus ist ein Charniergelenk, während die radiale größere Freiheit besitzt, so dass der Radius und damit auch die Hand zu kleinen rotirenden Bewegungen sich eignet. In diesem »Ellbogengelenk« ist eine gegen die hypothetischen niederen Zustände bedeutende Veränderung erfolgt, indem die beiden Vorderarmknochen und damit auch die Hand nicht in einer und derselben Ebene mit dem Humerus liegen, sondern in eine größere mehr vertical gerichtete Ebene gerathen sind. An diesem Verhalten nimmt auch der Humerus Theil, indem er distal lateral und nach hinten gedreht erscheint (Fig. 332 *A*). Diese am Ellbogengelenk vollzogene *Drehung* bezeichnet eine bedeutende Entfernung vom Ausgangspunkt aus einem Flossenzustande, in welchem sämmtliche Skelettheile in der gleichen Ebene liegen. Durch die Olecranonbildung erhält die Gliedmaße bei der Winkelbewegung eine Hemmung, welche zugleich bei Streckung des Vorderarms beide Abschnitte zu einer Einheit formt, und in der Rotirbarkeit des Radius findet die Verticalrichtung der Handfläche einen Ausgleich, so dass dann die Beugefläche der Hand bei der Ortsbewegung auf den Boden sich stützt.

Fig. 332.



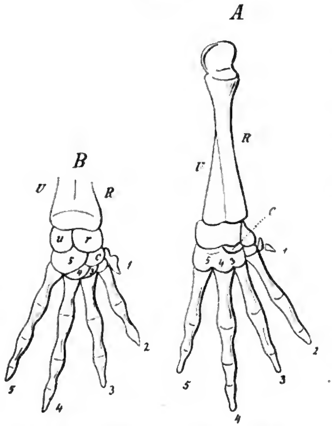
A Armskelet von *Salamandra maculosa*. *B* Carpus einer Hand von demselben. *o* Olecranon. Bezeichnung ist aus der Tabelle S. 521 zu ersehen.

Beide Vorderarmknochen sind bei den *Anuren* nur in der knorpeligen Anlage discret; mit der Ossification verschmelzen sie zu einem einheitlichen Knochen, welcher im Ellbogengelenk nur noch die Winkelbewegung vollzieht (Fig. 333 *A*).

Der *Carpus* bildet einen aus Knorpelstücken gebildeten Abschnitt, in welchem der transversalen Gliederung gemäß die Theile Querreihen bilden. Auch als Radienstücke können sie sich darstellen. Die Urodelen bieten, wie am Vorderarm, primitivere Verhältnisse als die Anuren, indem die einzelnen Stücke sich meist auch isolirt verhalten, aber durch den Verlust eines Fingers ist auch der Carpus beeinflusst. An dessen proximalen Bestandtheilen finden zwischen Ulnare und Intermedium häufig Verschmelzungen statt, welche oft bei Salamandra noch ontogenetisch vor sich gehen (vergl. Fig. 332 *A*, *B*). Am selbständigsten erhält sich das Radiale, während die beiden Centralia fast immer durch ein einziges (zwei bei Cryptobranchus) vertreten sind, welches gleichfalls in anderen Elementen des Carpus aufgehen kann. An den Carpalstücken der distalen Reihe ergeben sich nicht mindere Verbindungen. Der Urodelencarpus besitzt demzufolge eine sehr variable Zusammensetzung, und dieses ergiebt sich auch für viele Individuen. Der Mangel an Constanz entspringt aus den functionellen Verhältnissen. Den einzelnen in minderer Beweglichkeit unter einander vorhandenen Theilen kommt noch keine ausgeprägte Leistung zu. *Der Carpus ist mehr noch als Ganzes wirksam*, wie auch

seine Elemente in ligamentöser Verbindung unter einander stehen, und nicht durch Gelenke specialisirt sind. Aus dieser Unterordnung der Einzeltheile des Carpus entspringt wieder die Variation, wie uns eine solche auch in ähnlich gebauten Strecken des Flossenskelets der Selachier begegnet. *Diese Variation bildet aber hier wie dort eine untergeordnete Instanz gegenüber dem typischen Zustande, welcher sich auch noch bei den mannigfachen Concrescenzen der einzelnen Bestandtheile des Carpus zu erkennen giebt* (vergl. Fig. 332 *A*, *B*). Denn auch in der Variation sind die typischen Befunde nicht ganz verschwunden, wie sehr sie auch durch Verschiebungen und Concrescenzen der Theile häufig verdunkelt sind.

Fig. 333.



A Vorderarm und Hand von Rana. *B* Hand von Bombinator. Bezeichnung ist aus der Tabelle S. 521 zu ersehen.

Bei den *Anuren* liegt eine größere Entfernung vom primitiven Befunde vor, die proximale Reihe besitzt meist nur zwei Stücke, von denen das Ulnare wahrscheinlich das Intermedium aufgenommen hat, während das Centrale eine Verdrängung an den radialen Carpusrand erfuhr (Fig. 333 *c*), wo es nach der ersten Reihe sich fortsetzen (Phryniscus) und sich wie ein Radiale anschließen kann (Bufo). Die distalen Carpalia bleiben nur selten discret (Bombinator), meist sind mehrere zu einem ebenso viele Metacarpalia tragenden Stücke vereinigt (das 4. und 5. bei Phryniscus, 3., 4. und 5. bei Rana, Hyla, Bufo). Das erste erhält sich immer frei und liegt zwischen dem Rudiment eines ersten Metacarpale (Bombinator), welchem auch noch ein Phalangenrest ansitzen kann, der bei nicht wenigen Anuren zum Nachweise gelangt. Dass auch der zweite Finger gegen die anderen verkümmert sein kann, ist eine weitere Bestätigung der richtigen Deutung jener Reste der ersten (Pseudes, Howes). Die Anuren bestätigen dadurch die Pentadactylie unter den Amphibien, während bei Urodelen die Reduction der Fingerzahl noch weiter fortgeschritten sein kann (auf 3 Amphiuma, auf 2 Proteus).

Die im Carpus der Anuren bedeutendere Umgestaltung steht mit der Concrescenz von Radius und Ulna im Connex. Die dadurch aufgehobene Rotation des Radius wird für die Hand durch freiere Beweglichkeit der Carpusstücke compensirt, in welcher Beziehung die Elemente der distalen Reihe eine besondere

Rolle spielen. Die Bewegung der Hand nach der Bodenfläche oder auch in seitlicher Richtung vollzieht sich hier wesentlich in den Carpalgelenken.

Die *Metacarpalia* entsprechen der Fingerzahl. An den Fingern ist die Phalangenzahl schwankend, den meisten Urodelen kommen je zwei zu, nur dem vierten Finger 3, während bei Anuren auch noch der fünfte Finger 3 Phalangen besitzt, worin wohl gleichfalls ein primitiverer Zustand zu sehen ist.

Die im *Amphibiencarpus* gegebenen Verschiedenheiten, von denen das Hauptsächlichste oben angeführt ward, lassen in vielen Fällen der Deutung einen weiten Spielraum, welcher auch von vielen Autoren, die mir in der Untersuchung dieses Skeletabschnittes bald nachgefolgt sind, zu manchen anderen Auffassungen einzelner Theile benutzt wurde. Im Ganzen wird dadurch an der Deutung der Theile des Carpus nichts geändert. Es ist für die großen Züge der Auffassung des Gliedmaßenskelets eine außerordentlich untergeordnete Frage, ob da oder dort etwa das Centrale mit diesem oder jenem Knorpelstücke seiner Nachbarschaft sich verbunden habe, oder ob es gänzlich geschwunden sei. Wenn wir wissen, dass bei Cryptobranchus im höheren Alter sogar eine Vermehrung der Elemente vorkommen kann, durch Zerfall der vorher vorhandenen, so zeigt das nur die geringe functionelle Bedeutung der einzelnen Stücke und ist für das Verständnis des Ganzen zunächst ebenso wenig verwerthbar, als die sonst bei Urodelen erkannte individuelle Variation.

In der Bezeichnung der Finger der Urodelen lassen Manche (WIEDERSHEIM, BAUR) die als Reduction eines ersten Fingers bei Anuren bestehenden Verhältnisse außer Acht. Wenn die lebenden Amphibien, wie nicht zu bezweifeln, gemeinsamer Abstammung sind, so liegt eine solche auch für ihre Gliedmaßen vor, wenn daher den Urodelen ein Finger fehlt, von welchem die Anuren noch Rudimente besitzen, so wird man doch auch die Urodelen in dieser Richtung zu beurtheilen haben, indem man dort den Reductionsprocess, der bei Anuren noch nicht abgelaufen ist, als beendigt betrachtet. Ein sehr bedeutendes Rudiment des ersten Fingers ward bei Rana dargestellt (GAUPP). Der sogenannte erste Finger ist streng genommen der zweite. Dass die Ontogenese von einem verlorenen Finger nichts mehr zeigt, ist nicht auffallender, als dass bei den Gymnophionen vom gesammten Gliedmaßenskelet gar nichts mehr angelegt wird, und doch wird an den den Vorfahren der Gymnophionen zukommenden Gliedmaßen kaum Jemand zweifeln wollen! Jedenfalls liegt in der Vierzahl der Finger der Urodelen ein sehr alter Zustand vor, da ihn schon die *Stegocephalen* besaßen.

Die in der Ausbildung des Carpus zwischen Urodelen und Anuren ausgesprochene Divergenz, welche den Anuren höhere Zustände zuweist, giebt sich auch in der ersten Sonderung zu erkennen, welche bei Salamandrinen als eine successive Sprossung der einzelnen Finger nachgewiesen ward (STRASSER). Ob darum auf den gleichen phylogenetischen Process für das Chiropterygium geschlossen werden darf, ist nicht sicherzustellen. Es ist aber ebenso von Bedeutung, dass ein analoger Vorgang bei der *Regeneration* der Gliedmaßen dieser Amphibien obwaltet, wie aus SPALLANZANI's der Wiederholung sich empfehlenden Versuchen hervorging.

Über den Carpus der Amphibien s. außer den Amphibienmonographien: GEGENBAUR, Untersuchungen. I. J. VAN DER HOEVEN, Not. sur le carpe et le tarse du Cryptobranchus jap. Ann. Néerland. I. G. BORN, Zum Carpus und Tarsus der Saurier. Morph. Jahrb. Bd. II. Derselbe, Die sechste Zehe der Anuren. Morph. Jahrb. Bd. I. R. WIEDERSHEIM, Die ältesten Formen des Carpus u. Tarsus der heutigen Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. II. Nachträgl. Bemerkungen. Morph. Jahrb. Bd. III. Derselbe, Über die Vermehrung des Os centrale im Carpus und Tarsus des Axolotl.

Morph. Jahrb. Bd. VI. H. STRASSER, Zur Entw. d. Extremitätenknorpel bei Salamander und Tritonen. Morph. Jahrb. Bd. V. G. KEHRER, Beitr. z. Kenntnis des Carpus und Tarsus der Amphibien, Reptilien und Säuger. Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg i. B. Bd. I. G. BAUR, Beitr. z. Morphogenie des Carpus und Tarsus der Vertebraten. I. Jena 1888. G. B. HOWES and A. M. DAVIES, Observ. upon Morphology and Genesis of supernumerary Phalanges etc. Proc. of Zoolog. Soc. 1885. G. B. HOWES, On the Carpus and Tarsus of the Anura. Proc. of Zoolog. Soc. 1888. H. F. E. JÜRGENSON, Structure of the Hand in Pipa and Xenopus. Ann. and Mag. of Nat. hist. Ser. 6. Vol. VIII. 1891.

Am Carpalrande mancher Urodelen hin und wieder vorkommende Knorpelstücke wurden an der Radialseite als *Praepollex* gedeutet (KEHRER), indem der erste vorhandene Finger als Daumen angenommen und der fünfte als geschwunden betrachtet ward. Dass wir aber nicht den ersten, sondern den zweiten Finger dort zu erkennen haben, erweist die Vergleichung mit den Anuren (s. oben). Aber auch wenn man den ersten vorhandenen Finger als Pollex nimmt, ist jene Bezeichnung eines dem Carpus angelagerten Knorpelstückes als Praepollex verkehrt, denn jener Skelettheil ist noch lange kein »Finger«, und dass er auf das Rudiment eines solchen hindeute, wäre erst dann begründbar, wenn sechsfingerige Formen bekannt wären, was bis jetzt nicht der Fall ist. Jene Auffassung ist ebenso verkehrt, als wenn man ein unbearbeitetes Werkstück etwa »Rudiment« einer Bildsäule heißen wollte!

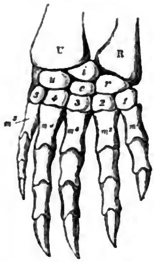
Aus einem hin und wieder bei Siredon vorkommenden Carpusstücke, sowie aus dem Vorkommen von nur vier Zehen bei Salamandrella Keyserlingi, wobei der Tarsus noch das Rudiment eines als der verloren gegangenen fünften Zehe gedeuteten Knorpelstückes enthielt, folgerte WIEDERSHEIM, dass die Tetradactylie der Amphibienhand nicht aus der Reduction eines ersten, sondern aus dem Verluste eines fünften Fingers entstanden sei. Aus dem am Fuße als Ausnahme bestehenden Falle für die Hand die Regel abzuleiten, muss ich für höchst bedenklich halten und sehe in dem Vorkommen eines rudimentären ersten Fingers bei Anuren einen durch die Betonung der Divergenz zwischen Anuren und Urodelen nicht zu beseitigenden triftigen Grund für die Annahme, dass jener Finger den Urodelen verloren gegangen ist. Die Anuren besitzen bei aller Divergenz doch wieder so viele andere ältere Befunde an ihrem Skelet, dass sie bei der Prüfung dessen, was dem Amphibienstamme als Erbtheil zukam, nicht ungehört zur Seite gesetzt werden dürfen.

§ 150.

Das Armskelet der *Reptilien* ist den primitiveren Zuständen gegenüber am wenigsten verändert bei den Schildkröten, welche nicht nur 9, in Fällen auch 10, Carpalstücke, sondern auch die 5 Finger vollständig besitzen. In der Stärke der Ulna, wie in der niederen Ausbildung des Olecranon liegt gleichfalls ein niederer Befund (Fig. 335 *C*), welcher auch in der geringeren Beweglichkeit des Radius und der Verbindung des Carpus mit dem Vorderarm ersichtlich wird. Durch beides wird an das Verhalten bei Anuren erinnert, ebenso wie dadurch, dass größere Beweglichkeit der Hand nicht durch den Radius, sondern durch die Ausbildung carpaler Gelenke erzielt wird (Trionyx). Die drei proximalen Knochen des Carpus scheinen sich allgemein selbständig zu erhalten, von bedeutender Größe ist das Ulnare bei den Cheloniern (Fig. 335 *D*). Die übrigen sind nicht allgemein mehr discret (wie z. B. bei Chelydra und Chelonia). Am vollständigsten noch bei Chelydra (Fig. 334), bei welcher sogar zwei Centralia vorkommen sollen (BAUR). Bei den Landschild-

kröten geht mit der Verkürzung der gesammten Hand (Fig. 335 *C*) auch die Selbständigkeit mancher Carpusknochen verloren, und in der Regel wird das Centrale vom Radiale absorbirt, doch ergeben sich in den einzelnen Gattungen und Arten sehr mannigfache Befunde. Den Gegensatz zur Handgestaltung der Landschildkröten bieten die Seeschildkröten, bei welchen die Anpassung des gesammten Handskelets an das aus der Hand geformte Ruderwerkzeng lebhaft hervortritt (Fig. 335 *D*). Nicht bloß die sämmtlichen Carpalia erscheinen abgeplattet und tragen durch ihren Umfang zu der Vergrößerung der Fläche bei, auch an den Metacarpalien und den Phalangen der Finger ist die bedeutende Verlängerung von einer Abflachung begleitet, und das erste Metacarpale hat als der beim Rudern vorangehende Theil die Verbreiterung am meisten ausgeprägt. An der Vergrößerung der Ruderfläche nimmt auch ein dem ulnaren Carpusrande angefügtes Skeletstück (Pisiforme) (Fig. 335 *D*, *p*) Antheil, welches unansehnlicher auch den anderen Schildkröten zukommt, und wohl als ein aus primitiven Zuständen stammendes Rudiment eines Strahles aufzufassen ist.

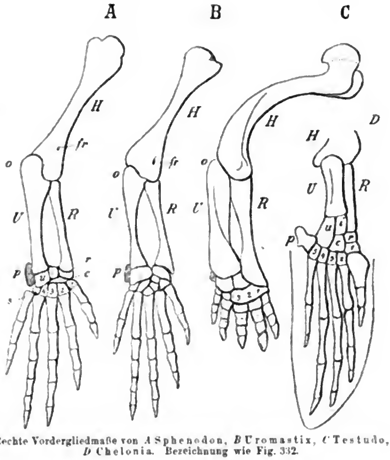
Fig. 334.



Dorsalfläche der rechten Hand von Chelydra serpentina. Bezeichnung der Knochen wie in Fig. 332.

Unter den *Lacertiliern* ergiebt sich bei der großen Divergenz dieser Abtheilung eine entsprechende Mannigfaltigkeit im Baue des Armskelets. Die Modificationen der Skelettheile nehmen in distaler Richtung zu, und kommen an der Hand zum bedeutendsten Ausdrucke, während der Humerus im Ganzen weniger betheiligt ist. Die *Rhynchocephalen* bewahren im Carpus die primitivsten Verhältnisse, denn es sind sämmtliche 10 Stücke desselben noch discret

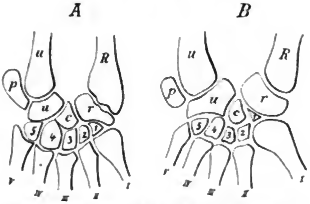
Fig. 335.



Rechte Vordergliedmaße von *A* Sphenodon, *B* Uromastix, *C* Testudo, *D* Chelonia. Bezeichnung wie Fig. 332.

vorhanden, doch scheinen die beiden Centralia von individuellem Vorkommen zu sein, da ihre Stelle auch durch ein einziges vertreten sein kann (Fig. 335 *A*). Wie das Ellbogengelenk unter bedeutender Ausbildung des Olecranon hochgradig differenzirt ist, so ist auch die Verbindung der Vorderarmknochen mit der Hand und jene der Theile des Handskelets in vervollkommneter Articulation, woraus eine freiere Beweglichkeit hervorgeht.

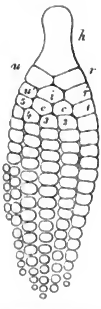
Fig. 336.



Rechter Carpus von *A* Lacerta agilis, *B* Zonurus griseus. Bezeichnung wie vorher.

Diese Verhältnisse walten auch bei den *Lacertiliern*, aber Radius und Ulna, an Umfang wenig von einander verschieden, verbinden sich, distal wie bei Sphenodon aus einander gerückt, mit je nur einem Carpalknochen, indem das noch bei Sphenodon vorhandene Intermedium zu fehlen scheint. Ob es in das zwischen Radiale und Ulnare bei vielen Eidechsen sich eindrängende Centrale aufgegangen ist, bleibt unentschieden. Jedenfalls bieten sich bei Sphenodon in dem Vorkommen zweier Centralia, wie auch bei dem fossilen Proterosaurus niedere Zustände, die bei den lebenden Lacertiliern verschwunden sind. Auch die distalen Carpalia sind nicht mehr so gleichartig wie bei Sphenodon, sondern gewannen mit sehr mannigfachen Formen (vergl. Fig. 336 *B*) Differenzen des Volums.

Fig. 337.



Gliedmaßenskelet von Ichthyosaurus communis (etwas schematisirt).

Die Ausbildung der Finger lässt dieselben nicht mehr nur als Ganzes von Bedeutung erscheinen, wie bei Amphibien und Schildkröten, vielmehr kommt jetzt den einzelnen Phalangengliedern ein freieres Spiel der Bewegungen zu, wodurch die Gliedmaße ihre Leistungen zunächst für die Locomotion vermannigfacht, wie sich in der Ausbildung des Klettervermögens bei manchen Familien ergiebt. Wie bei Sphenodon steigt die Phalangenzahl vom 1.—4. Finger von 2—5, während der 5. wiederum nur zwei Phalangen besitzt.

Im Gegensatze zu diesen Differenzirungen steht ein Rückgang auf niedere Verhältnisse, die wir eines Blickes würdigen wollen, bevor uns der Weg durch andere Abtheilungen der Reptilien zu höheren Formationen führt. Es betrifft die fossilen Enaliosaurier, deren Gliedmaßen in Flossen umgestaltet sind. Bei den *Sauropterygiern* (*Plesiosaurus*) zeigt das Gliedmaßenskelet sich noch in seine Hauptabschnitte wohl gesondert, aber wie der Humerus ist auch Radius und Ulna sehr verkürzt, und im Carpus besteht nur die proximale Reihe mit den beiden

Centralia aus kurzen Stücken, während solche als distale Carpalia fehlen, vielmehr durch längere, den Metacarpalia ähnliche Knochenstücke vertreten sind. Man kann so sagen, es habe sich der distale Carpusabschnitt in Metacarpalia geformt, in den Phalangen ähnliche Stücke. Noch weiter ist die Veränderung bei *Ichthyopterygiern*. Nur der Humerus ist ein größerer Skelettheil (Fig. 337 *h*), an welchem Radius mit Ulna als kleinere jenem des Carpus ähnliche Knochentheile aufsitzen, und die Finger als Reihen distal kleiner werdender Knochenplatten erscheinen. Es herrscht also hier ein Indifferenzzustand am gesammten Armskelet, in so fern die Theile sämmtlich, bis auf den Humerus, gleichartig sind. Aber in *der Anordnung der Theile dieses Gliedmaßenskelets besteht derselbe Typus, wie er bei Amphibien bekannt wurde*, und es ist wesentlich die große Zahl von Gliedern, welche neu erscheint. Aber auch am Ulnarrande der Hand besteht etwas Neues in einer Reihe von Gliedstücken, die wohl aus einer Theilung der nächsten Reihe entstanden. Das Pisiforme scheint ein Rest davon zu sein. Untergeordnet ist es dabei, dass es sich hier um Reptilien handelt, dass demzufolge ihr Armskelet Zustände der Amphibien durchlaufen haben muss, also vor Allem eine beträchtlichere Sonderung des Humerus und die Ausbildung eines Ellbogengelenks, welche Befunde in Anpassung an die erworbene Flossenbildung in einen vereinfachten Zustand übergingen. Wie aber diese hypothetische Form beschaffen gewesen sein mag, so muss sie doch die Bestandtheile des umgebildeten Skelets bereits besessen haben, auch in der gleichen Anordnung wie sie in der letzteren besteht, so dass nur die Vereinfachung der Formen der Theile, und etwa noch die Vermehrung der Fingerglieder unter dem Einflusse der Umgestaltung zur Flosse entstandene Zustände vorstellten.

C. Gegenbaur, Über das Gliedmaßenskelet der Enaliosaurier. Jen. Zeitschr. Bd. V. Die hierin vertretene Auffassung jenes Skelets als niederster Zustände fand Entgegnung durch C. Vogt (Kosmos. Jahrg. 1886) auf Grund der Reptiliennatur ihrer Träger. Es seien Anpassungen an die neue Function, wie jene der Gliedmaßen der Cetaceen. Ich gebe zu, dass meine Äußerung, dass dem Gliedmaßenskelet gemäß »Plesiosaurus sich früher als die lebenden Amphibien vom Vertebratenstamme abgezweigt habe«, jene Recrimination hervorrufen konnte. Aber, lassen wir die Abzweigungsfrage bei Seite, so muss daran festgehalten werden, dass die Anpassung an eine neue Function keineswegs das Typische der Gliedmaßenform zu erklären vermag. Wo wir solchen Anpassungen begegnen, hat sich der ursprüngliche Zustand nie ganz verwischt. In der Flosse der Balaenen ist das Säugethierarmskelet klar zu erkennen, ebenso wie bei den Cheloniern die Schildkrötenextremität. Hier bei den Enaliosauriern ist auch gar nichts auf Reptilien Beziehbares am Flossenskelet vorhanden. Von der schon bei Amphibien vorhandenen Differenzirung von beiderlei Gliedmaßen nicht ein blasser Schein! Es müsste also an der Gliedmaße ein Rückgang bis zu den ersten Anfängen erfolgt und von diesen her eine selbständige Ausbildung eingetreten sein, wenn Beziehungen zum Reptilientypus hier einmal an der Gliedmaße bestanden haben mögen. Jedenfalls gehören diese Bildungen nicht in die Reihe der Reptiliengliedmaßen, sondern unter die Anfänge, wie sie denn gerade in dem schon beregten Mangel des Differentwerdens von Vorder- und Hinterextremität sogar unterhalb der bis jetzt bekannten Amphibien sich stellen. So birgt sich in diesen Fragen ein interessantes Problem.

§ 151.

Mit den Rhynchocephalen und Lacertiliern theilt auch die Vordergliedmaße bei den *Crocodilen* mit der hinteren die äußere Configuration. Aber in der Articulation der Vorderarmknochen mit dem Humerus ist eine übrigens bei den Lacertiliern bereits angebahnte Modification erfolgt, indem das Winkelgelenk der Ulna in ein Schiebegelenk überging, wodurch die Hand bei der Streckung eine Ablenkung nach außen erfährt. Bedeutend ist die Veränderung des Carpus. Das Radiale hat hier das Übergewicht über das Ulnare erhalten, und die zweite Carpalreihe wird nur durch einige zum Theil knorpelig bleibende Elemente repräsentirt. Dieser Zustand ist jedoch aus einem mit dem bei anderen Reptilien übereinstimmenden hervorgegangen, wie aus der Ontogenese erwiesen ist (KÜKENTHAL). Dabei sind auch die zwei ulnaren Finger noch mehr als bei den Lacertiliern gegen die drei radialen, welche die ausgebildeteren vorstellen, in verkümmertem Zustande.

Fig. 338.



Skelet der rechten Hand von Alligator lucius. Bezeichnung wie früher.

Die bereits unter den *Schildkröten* sich zeigende Leistung der Gliedmaßen als Stützen des Körpers, auf welchen derselbe sich bei der Locomotion über den Boden erhebt, ist bei den *Lacertiliern* zwar in einzelnen Abtheilungen (am meisten bei den Chamaeleonten) weiter gebildet, aber im Großen und Ganzen wird bei der Mehrzahl der Körper noch nicht bedeutend durch die Gliedmaßen über den Boden erhöht. Am meisten scheint hierin die Vordergliedmaße zu leisten. In diese höhere Bedeutung als Stützen des Körpers sind die Gliedmaßen dagegen in der großen untergegangenen Abtheilung der *Dinosaurier* getreten, und hier vollzog der Körper, wenigstens mit dem Rumpfe frei auf den Gliedmaßen ruhend, durch diese die Locomotion. Aber schon in der diese Zustände zeigenden Gruppe der *Theropoden* übernahm die hintere Gliedmaße die Ortsbewegung. Dadurch trat die vordere, anderen Verrichtungen dienend, in minder voluminöse Ausbildung (Allosaurus, Compsognathus). Auch in der Gruppe der *Orthopoden* ergiebt sich diese functionelle Differenz zwischen den beiden Gliedmaßen.

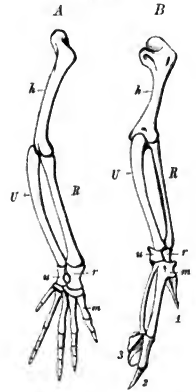
Wenn wir so die Vordergliedmaße ihrer primitiven Bedeutung sich entfremden sehen, so wird daraus die Übernahme einer neuen Leistung begründet. Eine solche tritt uns, allerdings ohne dass uns zugleich direct vermittelnde Zustände bekannt wären, bei den *Pterosauriern* entgegen. Die sehr verlängerte Mittelhand der Flugsaurier trägt vier Finger, von denen der erste in außerordentlicher Verlängerung eine Flughaut ausgespannt hielt, welche von der Seite des Rumpfes, wohl auch von den Hintergliedmaßen ausgehend, auf den Arm sich erstreckte. Das Integument liefert hier eine neue Einrichtung, die von der Vordergliedmaße

gestützt und ergänzt, dem Organismus zum ersten Male die Ortsbewegung in freier Art in der Luft auszuführen gestattete.

Eine andere Art der Ausbildung zum Flugorgane hat die Vordergliedmaße der Vögel gewonnen. Hier ist die erste Einleitung zu jener Veränderung noch deutlicher, als es bei den Flugsauriern der Fall war, an die Ausbildung der Hintergliedmaße zum ausschließlichen Organ der Ortsbewegung auf den Boden geknüpft, und unter den Dinosauriern werden wir hierzu die Vorbereitung in der Structur jener Gliedmaße antreffen. Einen zweiten Factor bildet aber wieder das Integument, und zwar in neuen Producten, den Federn. Diese übernehmen in zum Theile mächtiger Art sich entfaltend die Vergrößerung der Oberfläche so, dass der vom Körper zum Flügel sich begebenden Flughaut nur ein sehr geringer Theil jener Leistung zufällt. Das Product tritt functionell an die Stelle des Bodens, auf dem es entstand.

Das Armskelet zeigt sich angepasst an die Leistung, das ihm zugetheilte Integument mit seiner Befiederung beim Fluge wirksam werden zu lassen. In der Configuration wie im Mechanismus der Bewegung bietet sich das Armskelet der Crocodile wie eine Vorstufe zu jenem der Vögel dar. Das wird am meisten an der Hand, nicht nur an den Carpalien bemerkt, sondern vielmehr noch an der Fingerzahl. Die Reduction des Volums der beiden ulnaren Finger (besser in Fig. 338 zu ersehen) kann doch nur als ein auf dem Wege des Schwindens befindlicher Zustand beurtheilt werden, wenn dieses Ziel auch erst in weiter entfernten Abtheilungen erreicht wird. Drei vollständige Finger bleiben auch an der Hand der Saururen erhalten (vergl. Fig. 52, S. 137) mit zunehmender Phalangenzahl, von der Radial- nach der Ulnarseite, wie es auch bei Lacertiliern und Crocodilen sich trifft. Der je nach Ausbildung des Flugvermögens verschieden gestaltete Humerus trägt neben einem schwächeren Radius eine stärkere Ulna, welche in einem Schiebegelenk, wie es schon die Crocodile besitzen, articulirt. Aus einer reicheren Anlage gehen im Carpus nur zwei freie Knochen (Fig. 339 *B*, *r*, *u*) hervor, indess ein der zweiten Carpusreihe entsprechender Knorpel mit den Basen der Metacarpalia frühzeitig verwächst. In der Hand bleiben drei Finger mehr oder minder ausgebildet, die sich bei Archaeopteryx discret erhalten, indess bei Ratiten und Carinaten das Metacarpale (*m*) des zweiten und dritten proximal und distal meist auch noch jenes des ersten, zu Einem Knochenstücke verwachsen. Am dritten Finger kommt in der Anlage noch das Rudiment eines 4. vor (A. Rosenberg).

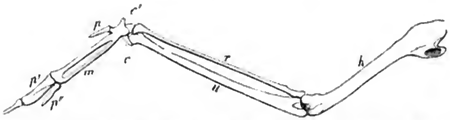
Fig. 339.



A Armskelet eines Crocodils und *B* eines Vogels. Bezeichnung wie früher.

Von Phalangen erhält sich meist nur ein Rudiment am 1. und 3. Finger, zwei Phalangen im zweiten (p'). Die Hand bildet mit der Ausbildung des Flugvermögens den bedeutendsten Theil des Armskelets, bei guten Fliegern die Länge des Vorderarms übertreffend.

Fig. 340.



Armskelet von Ciconia alba. *h* Humerus. *u* Ulna. *r* Radius. *c, c'* Carpus. *m* Metacarpus. *p, p', p''* Phalangen des 1.—3. Fingers.

Von den Modificationen des Handskelets der *Lacertilier* ist jene der *Chamaeleonten* die bedeutendste. Sie entspricht einer Anpassung an das Klettern und die Hand dient zum Umfassen der Zweige.

Bei den in den Familien der Chalcididen und Scincoiden vertheilten *schlangenähnlichen Sauriern* treten die Gliedmaßen in ihrer locomotorischen Bedeutung zurück, indem diese Function vom Rumpfe selbst vollzogen wird. Die Reduction der Gliedmaße beginnt mit den Fingern. Bei manchen Gattungen ist ein Finger verloren gegangen, bei anderen sind es deren zwei (Seps), während wieder andere nur zwei Finger, ja sogar nur Einen behielten, wobei zugleich die ganze Extremität rudimentär wird. Daran schließt sich deren völliger Verlust (Anguis).

Auch bei den *Amphisbaenen* besteht eine Verkümmerung der Vordergliedmaße, wenigstens dem Umfange nach (Chirotes), oder es herrscht ein gänzlicher Schwund (Lepidosternon, Amphisbaena), wie ein solcher sogar auf den gesammten Schultergürtel sich erstreckender Verlust auch alle *Schlangen* auszeichnet.

Wenn ich oben die Übereinstimmung mancher Punkte des Armskelets der *Vögel* mit jenem der *Crocodile* hervorhob, so sollten damit keineswegs in den letzteren etwa die Vorfahren der Vögel betrachtet werden. Jener Befund verliert aber dabei nichts von seiner Wichtigkeit, denn er lehrt, dass innerhalb der Reptilien die *Vorbereitung zu einer Umgestaltung der Vordergliedmaße* in einem weiteren Umfange Platz gegriffen haben muss, indem sie auch bei solchen Formen sich traf, welche als Ahnen der Vögel nicht in Betracht kommen. Es drückt sich darin eine auch bezüglich anderer Einrichtungen sehr verbreitete Erscheinung aus. Ein Organ schlägt mehrfach in einer Abtheilung eine Richtung der Ausbildung ein, in welcher es nur bei einer einzigen Form, etwa mit dem Hinzutreten und unter dem Einflusse anderer Änderungen der Gesammtorganisation, eine höhere Stufe beschreitet. So werden jenes Verhalten des Armskelets auch noch andere Abtheilungen der Reptilien, die wir nicht kennen, mit den Crocodilen getheilt haben, und aus einer dieser Formen, bei welcher auch die Hintergliedmaßen in der oben angedeuteten Weise modificirt wurden, dürften die zu den Vögeln führenden Formen hervorgegangen sein. — Die Reduction des 4. und 5. Fingers der Crocodile scheint in relativ nicht sehr weit zurückliegender Periode erworben zu sein, da jene Finger bei Embryonen eine viel größere Phalangenzahl (bis 7) besitzen, woraus auf einen vorangegangenen Flossenzustand der Gliedmaße und damit auf ausschließlichen Wasseraufenthalt dieser Reptilien geschlossen werden könnte (KÜKENTHAL). Dass damit nicht etwa ein primitives Verhalten, sondern nur eine Anpassung gemeint sein kann, bedarf keiner Auseinandersetzung.

Der *Humerus* mancher *Reptilien* ist durch die Aufnahme von Nervenbahnen ausgezeichnet, indem bald der N. medianus durch einen an der Innenseite des Humerus befindlichen Canal tritt, bald der N. radialis an der lateralen Seite den Humerus durchsetzt. Beide Canäle bestehen bei Sphenodon, der radiale auch bei Emys und anderen Cheloniern, so wie bei vielen fossilen Sauriern, andeutungsweise auch bei Casuarius. Der mediale Canal findet sich bei fossilen Reptilien (Theromorphen) verbreitet. S. FÜRBRINGER, Morph. Jahrb. Bd. XI. S. 484.

Über den Carpus der Reptilien s. GEGENBAUR, Untersuchungen. I. E. S. MORSE, On the Tarsus and Carpus in birds. Ann. of the Lyceum of nat. hist. New York. Vol. X. 1872. G. BORN, Zum Carpus u. Tarsus der Saurier. Morph. Jahrb. Bd. II. M. FÜRBRINGER, Über das Schulter- und Ellbogengelenk bei Vögeln und Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XI. und dessen Morphologie der Vögel. G. BAUR, Zur Morphologie des Carpus u. Tarsus der Rept. Vorl. Mitth. Zoolog. Anz. Nr. 208. Derselbe, Neue Beiträge z. Morph. d. Carpus. Anat. Anz. IV. Nr. 2. A. TSCHAN, Recherches sur l'Extrémité ant. des oiseaux et des Reptiles. Diss. Genève 1889. KÜKENTHAL, Zur Entwickelung des Handskelets der Crocodile. Morph. Jahrb. Bd. XIX. E. ROSENBERG, Über einige Entwickelungsstadien des Handskelets von Emys lutraria. Morph. Jahrb. Bd. XVIII. A. ROSENBERG, Entw. d. Extremitätenskelets bei einigen durch Reduction ihrer Gliedmaßen charakt. Wirbelthieren. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XXIII. W. K. PARKER, Structure and development of the Wing in the common fowl. Transact. Roy. Soc. Vol. 179.

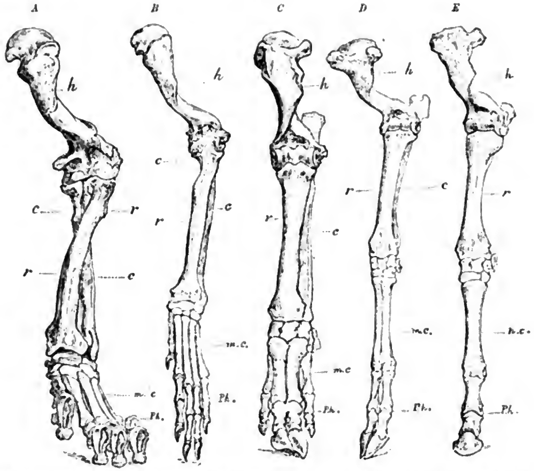
§ 152.

Eine viel bedeutendere Mannigfaltigkeit der Anpassungen an verschiedene Verrichtungen zeigt bei den Säugethieren größere Verschiedenheiten im Bau des Armskelets. Die Elemente des letzteren sind dieselben geblieben, und auch bezüglich der Zahl der Carpusstücke lässt sich an die niederen Zustände, wie sie etwa bei Schildkröten bestehen, anknüpfen. Wenn auch durch Verkümmerung einzelner Finger viele Modificationen bestehen, so ist doch der Extremität selbst in unteren Abtheilungen der Säugethiere ein mehrseitiger Gebrauch zu Theil geworden. Sie behält zwar noch die Bedeutung eines Stützorgans für den Körper bei, und dient dabei zugleich der Locomotion, aber ihr letzter Abschnitt, die Hand, erwirbt sich vielerlei neue Leistungen, durch welche er sogar seiner ursprünglichen Function enthoben werden kann.

Die schon bei den Amphibien aufgetretene Differenz der beiden Vorderarmknochen erhält sich ebenso, wie die Verbindung im Ellbogengelenk, und in beidem erfolgt ein Fortschritt, indem das Brachio-ulnargelenk zugleich mit bedeutenderer Entfaltung des Olecranons als Charniergelenk vervollkommnet wird, und der Radius allmählich zur Hauptstütze der Hand wird, welche zum größten Theile mit ihm sich verbindet. Der Radius (*r*) tritt mit der auch hier am Humerus erworbenen Drehung (vergl. S. 523) mehr oder minder vor die Ulna (*c*) und behält dieses Verhalten, wie verschiedenartig auch die Veränderung des Endabschnittes der Gliedmaße sein mag (vergl. Fig. 341). Am Humerus aber kommt es je nach dem Umfange der an die Extremität gestellten functionellen Ansprüche zur Ausbildung eines in den einzelnen Ordnungen charakteristischen Reliefs, welches von den als Höcker oder Leisten vorspringenden Ansatzstellen der Muskeln darge-

stellt wird. So wird am Humerus ein gewisses Maß der Arbeit der Gliedmaße ersichtlich, und in dem Umfange jener Reliefbildungen spricht sich ebenso die Mächtigkeit der bezüglichen Muskulatur aus, wie in der feineren Ausgestaltung jener Theile die größere Sonderung der Muskeln zum Ausdruck kommt. Im letzteren Punkte bietet der Humerus der Säugethiere auffällige Unterschiede von jenem der Reptilien, bei denen selbst die fossilen Riesen auch bei mächtiger Apophysenbildung doch durch ein viel weniger ausgearbeitetes Relief dieses Knochens ausgezeichnet sind. Eine bedeutende Umgestaltung empfängt der Humerus bei manchen

Fig. 341.



Linke Vordergliedmaße von verschiedenen Säugethieren: *A* Löwe, *B* Hund, *C* Eber, *D* Hirsch, *E* Esel. *h* Humerus. *r* Radius. *c* Ulna. *m.c* Metacarpus. *Ph* Phalangen. (Aus J. P. Durand (de Gros), Origines.)

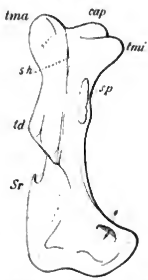
grabenden Säugethieren, bei denen er durch die Ausbildung jener Apophysen, auch der Epicondylen, verbreitert erscheint (z. B. Echidna, Talpa Fig. 347 *B*).

In den Fortsatzbildungen spricht sich, so weit sie nicht Gelenken dienen, die Befestigung der Muskulatur aus, es sind Producte der Muskulatur, die auch durch Sehnen manche Vertiefungen erzeugen kann. Auch Beziehungen zu Nerven kommen im Oberflächenrelief zum Ausdruck. Dahin gehört der Sulcus radialis und ein an der Ulnarseite befindliches Foramen supracondyleum (in Fig. 342 durch den Pfeil bezeichnet). Es ist verbreitet in vielen Abtheilungen, und kommt auch zuweilen dem Menschen zu. (S. S. 535 Anmerk.)

In der Betheiligung des Humerus an der Länge des Armskelets ergiebt sich eine Abnahme unter Zunahme der Länge der Hand (vergl. Fig. 344), wenn diese bei Ungulaten ihre Function vereinfacht. Seine Längsachse zeigt der Humerus nach hinten gekehrt, während die des Femur nach vorn sieht; Veränderungen, welche an die Erhebung des Körpers vom Boden geknüpft sind.

Als der wichtigste Theil der Gliedmaße ergiebt sich die Hand, welche die Beziehungen der Gliedmaße zur Außenwelt vermittelt. Bei den Monotremen theilen beide Vorderarmknochen sich ziemlich gleichmäßig in die Verbindung mit der Hand. Sobald aber daran der Radius den schon oben hervorgehobenen größeren Antheil sich erworben hat, kommt der Hand durch die Drehbarkeit jenes Knochens eine freiere Beweglichkeit zu, und es ergeben sich an ihr neue Dienstleistungen.

Fig. 342.



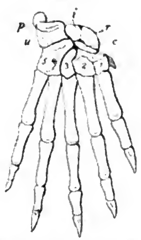
Rechter Humerus von Phascolomys Wombat. *cap* Gelenkkopf. *tma*, *tmi* Tubercul. majus, Tubercul. minus. *Sr* Sulcus radialis. *td* Tubercul. deltoid. *sp* Spina. *sh* Sulcus bicipitalis.

Der *Carpus* besitzt die drei primitiven Stücke in der proximalen Reihe, und diese erhalten sich auch selbständig in vielen Ordnungen, während schon bei Monotremen, dann bei allen Carnivoren, auch manchen Insectivoren, dann bei Manis und bei Nagern Radiale und Intermedium verschmolzen sind. Bei den Vorfahren der Carnivoren, den Creodonten, bestanden sie noch getrennt. Nicht selten kommt auch noch ein *Centrale* vor (z. B. bei Nagern, Hyrax, Insectivoren, Halbaffen, beim Orang und, frühzeitig schwindend, beim Menschen). Die distalen Carpalknochen bieten eine constante Vertretung der beiden ulnaren durch ein einziges Stück, das Hamatum, dar (vergl. Fig. 343 *4*, *5*), in welchem wir aber zwei Carpalia zu sehen haben, nachdem solche in niederen Abtheilungen gesondert bestehen. Aus diesem einheitlichen, allen Säugethieren zukommenden Knochen ergiebt sich ein schon bei deren Vorfahren erworbener Zustand, welcher seine Entstehung aus zweien nicht mehr ontogenetisch erkennen lässt. Dadurch unterscheidet er sich von anderen carpalen Concrescenzen, die wie die vorhin angeführten erst innerhalb der verschiedenen Ordnungen der Säugethiere erworben wurden und damit viel jüngerer Art sind. Einen besonderen, dem Ulnarrand des Carpus angefügten Knochen bildet das *Pisiforme*, das bei vielen eine sehr bedeutende Größe erreicht und sowohl mit der Ulna als auch mit dem Ulnare articuliren kann. Auch an der Radialseite des Carpus findet sich nicht selten ein Knöchelchen in verschiedener Ausbildung vor (s. unten). Die fünf Metacarpalia tragen ebenso viele Finger, von welchen der erste aus zwei, jeder der anderen aus drei Phalangenstücken sich zusammensetzt, und darin sind wiederum die bei Reptilien noch sehr wechselnden Befunde zu einer constanten Norm gelangt, die nur unter gewissen Umständen überschritten wird.

Während die einzelnen Finger bei den *Monotremen* auch bei verschiedener marginal abnehmender Länge functionell gleichwerthig gelten dürfen, und auch

bei den *Marsupialiern* noch ähnliche Verhältnisse bestehen (Fig. 343), kommt manchen in so fern eine Differenzirung zu, indem einige Finger auf Kosten der anderen sich ausbilden, und so erscheinen mannigfaltige Befunde, welche auch bei den *Edentaten* Verbreitung besitzen. Wir sehen darin nur Anpassungen an einzelne dem Organismus gewiss wichtige, aber ihn keineswegs auf eine höhere Stufe hebenden Verrichtungen. Erst bei den *Prosimiern* kommt eine neue Organisation der Hand zu Stande, welche eine wichtige, den ganzen Organismus beeinflussende Rolle spielt. Wenn auch einzelne Finger (der mittlere bei Chiromys) eine eigenthümliche Bildung zeigen, so ist doch in der dem ersten zu Theil gewordenen, vorzüglich auf der Beweglichkeit des Metacarpale beruhenden selbständigeren Beweglichkeit ein allgemeiner Charakter aufgetreten, welcher diesen Finger als *Daumen* gegen die anderen wirken lässt, und die Hand zum *Greiforgan* gestaltet (Fig. 344). Damit kommt die Vordergliedmaße zum Klettern in Verwendung, und bei den *Affen* erhält sie sich im Allgemeinen in diesem Gebrauche, wenn auch bei manchen der Daumen verkümmert (Ateles) oder die Function als Stützorgan beim Gehen wieder in den Vordergrund tritt (Cynocephalus). Indem die zum Greifen adaptirte Hand auch in dieser Action vielseitig ausgenützt wird, gewinnt sie eine allmählich der Stützfunction sich entziehende höhere Bedeutung, welche auch in der bei der ganzen Lebensweise dieser Thiere vorbereiteten Aufrichtung des Rumpfes (beim Sitzen und Hocken) einen Factor vorstellt. Wie ja im Gebrauche der Vordergliedmaße eine schrittweise Annäherung an das Verhalten beim Menschen geschieht, so drückt sich solches auch in den speciellen Einrichtungen aus, wie sie in der *Primatenreihe*, z. B. im Handskelet, ersichtlich werden (vergl. Fig. 344).

Fig. 343.



Rechtes Handskelet von Didelphys von der Dorsalseite. c Centrale. Die anderen Bezeichnungen wie früher.

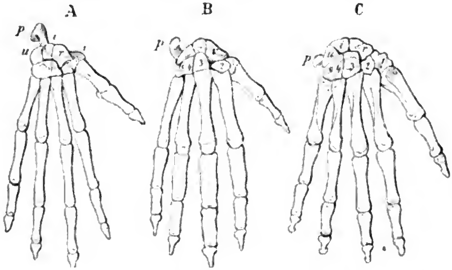
Mit der Bewahrung der Drehbarkeit des Radius bleibt der Vordergliedmaße auch noch in anderen Ordnungen eine Mannigfaltigkeit der Leistungen, wenn sie auch vorzugsweise als Bewegungsorgan sich darstellt, so bei *Carnivoren*, *Nagern* und *Insectivoren*. Aber immer lässt die mangelnde Selbständigkeit der Action des Daumens eine morphologisch tiefere Stufe erkennen, und unter der exclusiven Verwendung der Gliedmaße als Locomotionsorgan geht der Daumen eine Rückbildung ein. Diese steht in Zusammenhang mit dem Umfange, in welchem die Hand beim Gehen den Boden berührt. Bei plantigraden Carnivoren erhält er sich in der Regel vollständiger (Ursinen) als bei digitigraden (Caniden), bei welchen er gar nicht mehr zur Berührung des Bodens gelangt (Fig. 341 *B*).

Mit dem Übergange der primitiven plantigraden Locomotion in die digitigrade vollzieht sich eine wichtige Veränderung in der Function wie in der Einrichtung der Gliedmaße. Diese Veränderung ist in manchen Abtheilungen in allen Stadien anzutreffen. Durch sie wird der Körper erhoben und mit dem mittels des Carpus dem Vorderarme angeschlossenen Metacarpus gelangt ein neuer Abschnitt in das

Hebelsystem des Gliedmaßenskelets. Daraus erwächst für den Mechanismus der Locomotion eine Vervollkommnung, wie auch durch die höhere Stellung des Rumpfes dem Organismus ein Vortheil wird.

In dem Verhalten der auch nach Verlust des Daumens übrigen Finger spielt ein Wettbewerb bei der Theilnahme an der Körperstütze und der Ortsbewegung eine Rolle, und auch beim Walten der Drehbarkeit der Hand kommt den mittleren

Fig. 344.



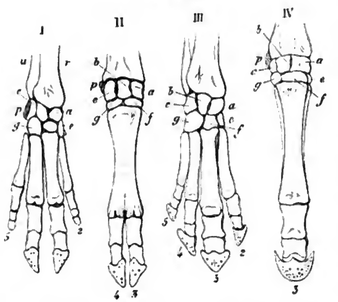
Skelet der rechten Hand von der Dorsalseite: *A* von Lemur varius, *B* vom Gorilla, *C* vom Menschen. Bezeichnung wie vorher.

Fingern eine voluminösere Ausbildung zu. Mindert sich am Radius die Rotationsfähigkeit, so nimmt er engeren Anschluss an die Ulna und stellt mit dieser successive eine *mechanische Einheit* vor. Solches ergiebt sich schon bei manchen Nagern (Leporiden, Caviden), wobei dann auch an der Hand Veränderungen entstanden sind. Der Metacarpus ist bei diesen Veränderungen nicht minder betheiligt. Seine Bestandtheile pflegen sich, unter Verlust der ihnen sonst noch zukommenden, wenn auch geringen Beweglichkeit, enger an einander zu schließen, so dass auch durch sie, zunächst functionell, ein *einheitlicher Abschnitt* der Gliedmaße vorgestellt wird. Diese Veränderung nimmt von den Fingern ihren Ausgang, deren Verwendung als bloße stützende Theile bei der Ortsbewegung auch den Metacarpalien nur diese Bedeutung erhält. Aber dabei erlangen in der Regel die drei mittleren Finger den Vorzug, indem sie allein in Function stehen, und auch unter diesen kann wieder ein Wettbewerb eintreten. Auch in anderen Abtheilungen erscheint dieser Zustand angebahnt, und wenn auch bei Hyrax nur der Daumen rudimentär ist, so ist doch unter den übrigen Fingern der mittelste vorherrschend geworden, und auch in dem im Allgemeinen noch vollständigen Handskelet des Elephanten ist den drei mittleren Fingern die größte Ausbildung zugefallen.

Diese weit verbreitete, hier nur in ihren Umrissen vorgeführte Erscheinung, welche einzelnen Fingern das Übergewicht verleiht, kommt bei den *Ungulaten* zu

einer großartigen, auch von Umgestaltungen des Vorderarmskelets begleiteten Entfaltung, die von dem exclusiven Gebrauche der Gliedmaße als Locomotionsorgan beherrscht wird. Sie läuft hier in zwei Reihen aus, beide durch den Verlust des Daumens und Verlängerung des metacarpalen Abschnittes ausgezeichnet. Unter den *Artiodactylen* bieten die *Schweine* von den vier Fingern den 2. und 5. von minderem Umfange und zugleich mit ihren Metacarpalien etwas nach hinten gerückt. Dabei erhalten sich Radius und Ulna noch getrennt, während bei den *Wiederkäuern* das distale Ende der Ulna rudimentär wird. Die Moschusthiere besitzen noch die vollständigen Metacarpalia, und das 3. und 4. erhält sich stets getrennt bei Hyomoschus, während bei anderen Wiederkäuern diese beiden Knochen zu einem die entsprechenden Finger tragenden Knochen verschmelzen (Fig. 345 *II*). Das 2. und 5. Metacarpale tritt, dann verschiedengradige Fingerreste tragend, nur als Rudiment auf. Bei den *Tylopoden* sind auch diese Reste verschwunden und der einheitliche Metacarpus zeigt nur noch Spuren seiner ursprünglichen Trennung, besonders an den distalen Gelenkenden.

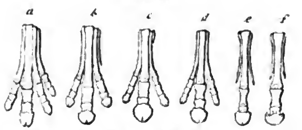
Fig. 345.



Handskelet von Ungulaten: *I* Schwein, *II* Rind, *III* Tapir, *IV* Pferd. *r* Radius. *u* Ulna. *a* Radiale. *b* Intermedium. *c* Ulnare. *d* Carpale 1. *e* Carpale 2. *f* Carpale 3. *g* Hamatum. *p* Pisiforme.

Mit einer vierfingerigen Hand beginnt auch die Reihe der *Perissodactylen*, in welcher der 3. Finger, an Hyrax erinnernd, der umfänglichste ist (Tapirus) (*III*). Mit Rückbildung des fünften, schon im letzten Falle kleinsten Fingers (Palaeotherium) bleiben nur drei Finger bestehen, mit einem unansehnlichen Reste des fünften (Rhinoceros), und mit einer weiteren Reduction schließt sich der zweite und vierte dem dritten als Anhang an (Hipparion). Durch die Reduction der beiden seitlichen Finger auf ihre bloßen Metacarpalstücke, die als »Griffelbeine« dem ansehnlichen Metacarpale des dritten Fingers angelagert sind, wird endlich der letztere zur einzigen Stütze der Gliedmaße (Equus) (*IV*).

Fig. 346.



Linkes Handskelet der Vorfahren der Pferde: *a* Orohippus, *b* Mesohippus, *c* Miohippus (Anchitherium), *d* Protohippus (Hipparion), *e* Pliohippus, *f* Equus.

Diese Verhältnisse sind bei fossilen Perissodactylen in allen Zwischenformen

vorhanden, und namentlich vollständig ist die Ahnenreihe des Pferdes in der Gestaltung des Handskelets klargelegt (Fig. 346). Die Veränderung der Hand lässt auch den Vorderarm nicht unberührt, indem die Ulna beim Pferde, wie unter den Artiodactylen bei den Kamelen, ihr distales Ende verliert und völlig mit dem Radius verschmolzen wird.

Der mächtige Einfluss der Function auf die Gestaltung der Gliedmaße giebt sich nicht minder auch in den übrigen Abtheilungen zu erkennen, so bei der Verwendung derselben als Ruder beim Schwimmen. Bei den *Sirenen* zeigt sich dieses zwar nur in einer Verkürzung des Armes, während die Hand, wenn auch nicht äußerlich in Finger gesondert, im Skelet keine bedeutenden Umbildungen besitzt. In letzterer Hinsicht gilt das auch von den *Pinnipediern*, während bei den *Cetaceen* wohl im Gefolge der bei jenen anderen noch *nicht exclusiven* Ruderfunction der Gliedmaße an allen Abschnitten Umgestaltungen eintraten. Oberarm- und Vorderarmknochen, als platte kurze Stücke geformt, sind in unbeweglicher Verbindung, Radius und Ulna aber noch in verschiedener Form. Auch an der Hand kommen keine Gelenke mehr zur Ausbildung und die Skelettheile besitzen straffe Verbindung. Der Carpus erhält sich bei den Bartenwalen zu einem großen Theile knorpelig, während er bei den Zahnwalen mehr oder minder ossificirt. Knorpelig bleiben große Theile der Phalangen der Finger, von denen nicht selten einer rudimentär ist oder fehlt. Im Carpus sind die drei proximalen Stücke die constantesten. Im Übrigen bestehen zahlreiche Verschiedenheiten, die theils als eine Verminderung, theils als Vermehrung sich darstellen. All dieses lehrt, dass die Einzeltheile mit der bestimmten Function auch das constante Verhalten aufgaben, und eine bedeutende Variation Platz greifen ließen. Der Carpus fungirt nur noch als Ganzes, da die Beweglichkeit seiner Theile verschwand. Mit dieser aus der functionellen Umbildung der Gliedmaße entsprungenen Veränderung steht auch das Verhalten der Finger im Zusammenhang, an denen eine *Hyperphalangie* erscheint. Die besonders bei Delphinen beträchtliche Vermehrung der Phalangen betrifft hochgradig meist nur die mittleren Finger und zeigt auch in individuellen Schwankungen das Bestehen der Variation.

Ein anderes Beispiel adaptiver Umgestaltung des Armskelets geben die *Chiropteren*, bei denen nochmals ein Flugorgan aus dem Armskelet hergestellt wird. Während der Daumen frei bleibt, sind die übrigen Finger als Stützen der Flughaut verwendet, mit beträchtlicher Verlängerung der Metacarpalia bei den Insectivoren, bedeutender Ausdehnung der Mittelphalange bei Frugivoren, unter allmählicher Verjüngung der Endstrecke jener Phalange, welcher nur am dritten Finger zuweilen noch eine Endphalange folgt.

Die bedeutende Differenzirung des *Humerus* der Säugethiere lässt bei aller Verschiedenheit des Gebrauches der Gliedmaße immer Gemeinsames erkennen, zwei dem Gelenkkopfe benachbarte Höcker (Tuberculum majus und minus) für die Insertionen der Rollmuskeln sind durch eine Furche (Sulcus bicipitalis) getrennt und an der äußeren Seite des Knochens springt die Insertionsstelle des Deltamuskels bald als mächtige Leiste vor, bald ist sie eine schwache Rauhigkeit. Gegen diesen

Vorsprung setzt sich vom Tuberculum majus her eine die Bicepsfurche lateral abgrenzende Längsleiste fort, welche der Insertion des Brustmuskels dient. Diese bei einem freieren Gebrauche der Gliedmaße verschiedenartig ausgeprägten Reliefverhältnisse des proximalen Abschnittes des Humerus erfahren bei Beschränkung der Function, wie bei den Ungulaten, mehr oder minder Reductionen und ebenso wird das distale Ende verändert. In dem Maße, als der Radius vor die Ulna rückt, schwindet die Breitenentfaltung jenes Endes, zum Theil auch unter Verlust der im ersten Falle ausgebildeten Epicondylen. Mit der distalen Verbreiterung des Humerus findet sich die Aufnahme einer Nervenbahn an der ulnaren Seite des Knochens, das *Foramen supracondyleum*, welches hier den Humerus durchsetzt, als eine Durchlassstelle des N. medianus und der Art. brachialis. Es kommt in niederen Abtheilungen verbreitet vor, auch beim Menschen hin und wieder durch einen Knochenvorsprung angedeutet (vergl. Fig. 342).

Über die Torsion des Humerus s. CH. MARTINS, Nouvelle comparaison des membres pelviens et thoraciques chez l'Homme et chez les Mammifères. Ann. Sc. nat. 4e Série. T. VIII. GEGENBAUR, Jen. Zeitschr. Bd. IV. Gegentheilige Meinung bei ALBRECHT, Beitrag zur Torsionslehre etc. Kiel 1875. J. P. DURAND (DE GROS). Les origines animales de l'homme etc. Paris 1871. G. TORNIER, Fortbild. und Umbildung des Ellbogengelenkes während der Phylogenese. Morph. Jahrb. Bd. XII.

Außer der oben angeführten *Concrescenz* von Carpalknochen (des Radiale und Intermedium) bestehen noch manche andere, die wir hier übergehen müssen.

In dem Verhalten der Finger waltet eine Zunahme nach der Mitte und Abnahme nach dem Rande in großer Verbreitung. Die Befunde der Perissodactylen sind daraus hervorgegangen, aber auch sonst kommt der Mittelfinger als der größte vor, z. B. bei vielen Nagern, Hyrax. Der Befund combinirt sich mit größter Mannigfaltigkeit der übrigen Finger bei den *Edentaten*. Der Mittelfinger ist hier immer der mächtigste, wenn er auch nicht immer der längste ist (Dasypus). Er überragt auch die anderen Finger, und zwar durch die Ausbildung der Endphalange (Myrmecophaga jubata), die auch bei den anderen Gattungen der gewaltigen Kralle dieses Fingers angepasst ist. Bei Choloepus didactylus theilt er mit dem zweiten, wenig kürzeren, die Herrschaft, nachdem der fünfte ganz verschwunden und der erste und vierte nur in einem metacarpalen Reste besteht. Die letzteren sind auch noch bei Myrmecophaga didactyla vorhanden, aber der zweite Finger stellt nur einen überaus schmächtigen Begleiter des mächtigen Mittelfingers vor, welcher zugleich die schon bei Myrmecophaga jubata bedeutend verkürzte Grundphalange verloren hat. Diese Verhältnisse sind lehrreich, weil sie die Veränderungen von der Ausbildung einer Kralle beherrscht zeigen, welche den anderen die Function abnimmt und dann die betreffenden Finger der Rückbildung anheimfallen lässt. *Ein Integumentgebilde zeigt sich damit für die Umgestaltung innerer Skelettheile wirksam.*

Die Einheitlichkeit des *Hamatum* der Säugethiere ist von mir als ein auf dem Wege der Phylogenese erworbener Befund erklärt worden, da in niederen Abtheilungen der vierte und fünfte Finger je ein discretes Carpalstück besitzen. Da jener Erwerb durch Concrescenz bald auf die Säugethiere überging, möchte ich bezweifeln, dass im Carpus der *Cetaceen* der niedere Zustand noch zu erweisen ist, selbst wenn auch unter den vielerlei dort bestehenden Befunden ein Carpale 4 und ein Carpale 5 sich darstellt. Denn die übrigen Veränderungen sind in diesem Handabschnitte zu bedeutend, als dass ein *secundär* erfolgtes Zustandekommen eines dem ursprünglichen ähnlichen Verhaltens zweier distaler Carpalia ausgeschlossen wäre.

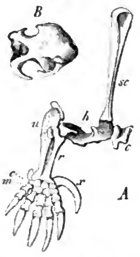
Auch die *Hyperphalangie*, die sich bei den Cetaceen an einzelnen Fingern zeigt, wie sie an allen Fingern der Sauropterygier oder noch mehr bei den Ichthyosauriern erschien, ist als etwas secundär Erworbenes zu betrachten. Mit der in eine functionelle Einheit übergegangenen Hand verlieren auch die Phalangenstücke der Finger

ihre individuelle Bedeutung. Keines derselben steht mehr in ausgesprochener Articulation. Eine Verlängerung der Finger vergrößert die Ruderfläche, und wenn diese Verlängerung von der ursprünglichen Endphalange aus erfolgte und die knorpelige Anlage in Anpassung an die distal zunehmende Beweglichkeit in einzelne Strecken sich gegliedert hat, sind daraus neue Phalangen entstanden, denen allmählich auch selbständige Ossificationen zukommen.

M. Weber, Anatomisches über Cetaceen. Morph. Jahrb. Bd. XIII. W. Kükenthal, Mittheil. über den Carpus des Weißwals. Morph. Jahrb. Bd. XIX. J. Struthers, On the carpal bones in various Cetaceous. Brit. An. Report. 1886. H. Leboucq, Rech. sur la morphol. du carpe chez les mammifères. Arch. de Biolog. Tom. V. Derselbe, La nageoire pectorale des Cétacés au point de vue phylogénique. Anat. Anz. Bd. II. Derselbe, Recherches sur la morphologie de la main chez les mammifères marins. Archives de Biologie. T. IX. Derselbe, Recherches sur la morphologie de la main chez les pinnipèdes. Studies from the Museum of Dundee. 1888. Kükenthal, Die Hand der Cetaceen. Anat. Anz. Bd. III. V.

Die Pentadactylie der Säugethiere, die wir als ein Erbtheil aus niederen Zuständen betrachten, wurde durch die Aufstellung eines Praepollex und auch eines sechsten resp. siebenten Fingers zu erschüttern versucht, welche Finger in Rudimenten beständen. Wie ich längst aussprach, ist eine *Polydactylie a priori* nicht abweisbar, aber es handelt sich hier nicht um Speculation, sondern um wissenschaftliche Erfahrung. Jene für »Rudimente« von Fingern ausgegebenen Skelettheile haben sich der kritischen Prüfung größtentheils als *Sesambeine* in Sehnen oder Bändern erwiesen (Tornier), nicht zu reden von den aus Mangel an Kritik nicht selten gleichfalls hierher gezählten offenbaren Doppelmissbildungen! Da nun ein wirklicher Finger, sei er radial oder ulnar der Hand zugefügt, normalerweise weder bei Säugethieren, noch in den unteren Abtheilungen zur Beobachtung kam, dürfte jene Frage als eine bis jetzt der Begründung entbehrende anzusehen sein. Als »Rudiment« eines Fingers kann nur der Skelettheil gelten, welcher einmal in einem »Finger« bestand, es ist aber vor Allem das irgendwo gegebene Vorhandensein des letzteren unabweisbares Postulat!

Fig. 347.



A Vorderextremität von Talpa europaea. *sc* Scapula. *i* Clavicula. *h* Humerus. *r* Radius *u* Ulna. *c* Carpus. *m* Metacarpus. *x* accessorischer Knochen. *B* Humerus.

Dass solche Skeletgebilde *marginal* an Hand oder Fuß im Bandapparate oder auch damit zusammenhängenden Sehnen sich ausbilden, ist aus der Einwirkung verständlich, welche hier besonders bei grabenden Säugethieren von außen her durch Druck etc. sich geltend machen muss. Ein solcher relativ mächtiger, säbelförmig gekrümmter Knochen sitzt beim Maulwurf der Radialseite des Carpus an (Fig. 347 *A*, *x*) und hat seine Ausbildung wohl durch die Arbeit der Gliedmaße empfangen. Dieses mag als Beispiel dienen für die aus Anpassung hervorgegangene Ausbildung auch solcher nicht dem typischen Skelet angehöriger Theile.

Dagegen zeigt sich in jenen Ossificationen, die man »*Sesambeine*« nennt, wenn sie auch nur von secundärer Bedeutung sind und nichts mit dem typischen, in Knorpel angelegten Skelet zu thun haben, eine vom Organismus erworbene Einrichtung, die mehr oder weniger zu dessen normalen Structuren gehört und sich damit das Recht, auch näher geprüft zu werden, gewiss erworben hat, wenn wir uns begreiflicherweise es auch versagen müssen, hier in diesem Buche darauf einzugehen. Von der überaus reichen Literatur führen wir unten nur einige Schriften an, die über die Richtung dieser Art Forschung Aufschluss geben können.

Bezüglich der Ungulaten s. M. SCHLOSSER, Zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Hufthiere. Morph. Jahrb. Bd. XII. W. TH. VROLIK, Aanteekeningen over de ontleedkunde van den Carpus der Zoogdieren. Ac. Proefschr. Leiden 1866. G. BAUR, Über das Centrale carpi der Säugethiere. Morph. Jahrb. Bd. X. Derselbe, Bemerkungen über den Carpus der Proboscidier und der Ungulaten im Allgemeinen. Morph. Jahrb. Bd. XV. W. LECHE, Über die Entwickel. des Unterarmes und Unterschenkels bei Chiroptera. K. Svenska Acad. Handl. Bd. V. 1879. G. BAUR, Der Carpus der Paarhufer. Morph. Jahrb. Bd. IX. J. KOLLMANN, Handskelet und Hyperdactylie. Anat. Anzeiger. Bd. III. TORNIER, Über den Säugethierpraehallux. Arch. f. Nat. 1891. H. LEBOUCQ, De l'os central du carpe chez les Mammifères. Ac. roy. de Belgique. Bull. 3. Sér. T. IV. Derselbe, Résumé d'un mémoire sur la morphologie du carpe chez les mammifères. Bull. ac. roy. 3. Sér. T. XVIII. Derselbe, Rech. sur la morphologie de la main chez les Pinnipèdes. Stud. from the Mus. of Zoolog. Dundee 1888.

Von den zahlreichen über den Praepollex und den siebenten Finger erschienenen Artikeln können hier nur einige Anführung finden. K. BARDELEBEN, Über neue Bestandtheile der Hand- und Fußwurzel der Säugethiere. Jen. Zeitschr. Bd. XIX. Suppl. und Proceed. Zool. Soc. London. 1890. C. GEGENBAUR, Über Polydactylie. Morph. Jahrb. Bd. XIV. CARLSSON, Über d. weichen Theile der sog. überzähl. Strahlen an Hand u. Fuß. K. Svensk. Vet. Acad. Handl. Bd. XVI. Bihang. C. EMERY, Sulla Morpholog. dei Membri dei Mammiferi. Mem. Accad. della sc. Bologna. Ser. V. Tomo II.

Rückblick auf das Skelet der Vordergliedmaſse.

§ 153.

Die uns erhaltenen niedersten Zustände des Gliedmaßenskelets erscheinen in einem bedeutenden Formenreichthum, in welchem ein mit Knorpelradien besetzter Stamm das Gemeinsame ist (*Archipterygium*). Die wenig bewegliche Verbindung der Theile unter einander lässt die Gliedmaße als Ganzes wirksam sein, als eine *Flosse*. Bei den Selachiern und Holocephalen bildet der Flossenstamm mit seinen Radien den medialen Abschnitt des Flossenskelets, da vor ihm noch andere Radien zum Schultergelenke gelangt sind. Solche finden sich in sehr verschiedener Zahl. Sie lassen dann den Flossenstamm als *Metapterygium* erscheinen, und stellen als vorderste Radien ein *Propterygium* dar. Beim Eintritt einer größeren Radienzahl in den Schultergürtel kommt zwischen Pro- und Metapterygium noch ein mittlerer Abschnitt als *Mesopterygium* zu Stande. Diese secundären Abschnitte des Flossenskelets sind meist nicht mehr mit ihren einzelnen Radien in jener Articulation, sondern durch Concrescenz basaler Glieder dieser Radien sind größere, die frei gebliebenen Strecken der letzteren tragende Stücke, Basalia, entstanden. Der durch Antritt von Radien an den Schultergürtel sich äußernde Vorgang verbreitert das Flossenskelet bei den Haien. Eine fernere Zunahme erfährt es durch die am Propterygium stattfindende Aufnahme des Radienzuwachses (Squatina), und daraus schließen sich fernerhin die Zustände der Rochen an, bei welchen das vorwärts gerichtete Propterygium an einem mächtiger entfalteten Radius gleichfalls eine große Zahl von Radien trägt.

Die verschiedenen Befunde gründen sich ihrem Wesen nach auf die verschiedene Zahl der Radien, welche vom Archipterygium her vor diesem zum Schultergürtel treten, und damit das Archipterygium in ein Metapterygium verwandeln. Dass

aber von diesem der Bildungsprocess der Radien phylogenetisch ausging, lehren die terminalen Befunde des Metapterygiums durch den Besitz aller Stadien der Sprossung von Radien.

Die Ausbildung des knorpeligen Flossenskelets erfährt eine Beschränkung mit dem Entstehen eines dermalen Knochenskelets. Bei den Knorpelganoiden steht der innere Strahl der Flosse zwar noch in einem mit den Haien übereinkommenden Verhalten, allein er ist distal reducirt, und sein proximaler Abschnitt dient mehr zu einer Stütze und Verbindung des Hautskelets der Flosse mit dem Schultergürtel. Auch bei den Knochenganoiden ist dies der Fall, aber auch hier ist dem inneren Flossenskelet selbst bei Ossification seiner Radien nichts mehr vom primitiven Verhalten bewahrt geblieben. *Die Ausbildung dermaler Knochenstrahlen führt also die Reduction des inneren Skelets herbei und liefert damit zugleich eine physiologisch vollkommnere Einrichtung.*

Auf Grund der letzteren ist bei den *Teleostei* jene Reduction noch selbständiger erfolgt, und das innere Skelet ist fast allgemein auf eine Reihe von knöchernen Basalstücken (meist 4) beschränkt, welchen distal noch kleinere Knorpelchen folgen. Das diese Theile überlagernde Dermalskelet empfängt durch jene die Verbindung mit dem Schultergürtel, und wird zuerst mit diesem, dann aber, mit der innigeren Verbindung der Basalia mit dem Schultergürtel, an diesem bewegt. Es sinkt das innere Flossenskelet bei den Ganoiden und Knochenfischen von Stufe zu Stufe, und wird endlich zu einem bloßen Gelenktheil, an welchem die Flosse mit dem Schultergürtel articulirt.

Eine in anderer Art von dem als Archipterygium aufgefassten Zustande ableitbare Form des Flossenskelets hat sich bei den *Dipnoern* erhalten. Der gegliederte Flossenstamm ist biserial mit Radien besetzt. Indem von diesen kein Übertritt auf den Schultergürtel stattfindet, und somit keine basale Verbreiterung, wie bei Selachiern erfolgt, bleibt die Verbindung mit dem Schultergürtel freier und das basale Gliedstück des Stammes stellt auch in seiner beweglichen Verbindung mit dem letzteren einen selbständigen Abschnitt vor. An diesem articulirt das übrige Skelet als *Chiropterygium* noch flossenartig eine mechanische Einheit bildend.

Wenn auch keineswegs hieran im Anschlusse, aber auf ähnliche Weise gesondert, tritt die Gliedmaße *mit dem Beginne einer neuen Lebensweise* bei *Amphibien* aus dem Flossenzustande heraus. Sie wird zum Arme, nachdem der durch das Chiropterygium vorgestellte Abschnitt nach vorwärts gerichtet, in Vorderarm und Hand gesondert, zu dem jetzt als Humerus erscheinenden Basalstücke eine Winkelstellung erlangt hat. Nur eine geringe Zahl von Radien ist am Stamme nachweisbar und die Zahl der aus diesen entstandenen Stücke ist beschränkt. Aber auch hier liefert nicht die Menge und das Volum den höheren Zustand, sondern dieser geht aus der Art der Verbindung hervor. Mit der Fortsetzung des Stammes vom Humerus aus bilden die Radien gegliedert das Skelet des Vorderarmes, des Carpus, und der mit den Metacarpalien beginnenden Finger. Allen Abschnitten fällt eine durch die transversale Gliederung normirte Zahl von Skelettheilen zu, und wenn an den Fingern die Phalangenzahl sich nicht gleich-

hält, so wird dieses aus den terminalen Beziehungen der Finger verständlich, wie auch von den mancherlei Veränderungen, welche im Carpus sich vollziehen und mit den Fingern in Zusammenhang stehen.

Die Vorwärtsrichtung der Gliedmaße ist mit einer Drehung des Humerus erfolgt, und in dieser den Knochen des Vorderarmes eine andere Stellung gebenden Veränderung ist der Weg zu neuen Leistungen eröffnet, vor Allem zur Initiative bei der Ortsbewegung. Bei den Urodelen erhält sich der Radius in selbständiger Beweglichkeit, während er bei den Anuren mit der Ulna verschmilzt. Dadurch wird die bei den ersteren vorzüglich mittels des Radius bewegliche Hand bei den Anuren in den Carpalgelenken bewegt, welche bei den Urodelen auf dieser Stufe bleiben. Aber das Rudiment eines ersten Fingers bei Anuren lässt hier die Pentadactylie erhalten sein, während sie bei Urodelen spurlos verschwand.

Die *Amnioten* lassen in der pentadactylen Hand primitivere Befunde als die Amphibien erkennen, und geben auch in der Constitution des Carpus bei manchen *Schildkröten* wie auch bei *Sphenodon* enge Anschlüsse an den aus dem Archipterygium entsprungenen Urzustand zu erkennen, und selbst bei den *Säugethieren* blieb, wenigstens in dem in den Carpusbestand übernommenen Centrale ein Zeugnis für jenen alten Zustand erhalten, wenn es auch keineswegs sich in allgemeiner Verbreitung zeigt. Diese besteht dagegen in der Vertretung des Carpale 4 und 5 durch das Hamatum. Aber sonst führt die Anpassung vielerlei Veränderungen herbei, welche theils das ganze Armskelet, theils nur den Carpus oder einzelne Finger betreffen. Die Rückkehr zum Aufenthalte im Wasser hat sowohl bei Schildkröten als auch bei Sauriern aus dem Arm ein *Ruderwerkzeug* gebildet (Sauropterygier, Ichthyosaurier), welches auch bei den *Säugethieren* in mehrfacher Art (Sirenen, Pinnipedier), am vollständigsten bei den Cetaceen zur Ausführung gelangte, und hier zugleich manche am Armskelet wichtige Structur in der Anpassung der Theile an die neue Function verschwinden ließ. Auch zur Locomotion in der Luft führt bei den Amnioten der mit der terrestren Lebensweise begonnene Weg; und wiederum andere Umgestaltungen erfolgten mit erlangtem Flugvermögen in dreifach verschiedener Art, je nach den Abtheilungen, welche die neue Leistung der Gliedmaße zur Ausbildung brachten. Während bei den *Flugsauriern* wie bei den *Chiropteren* das Armskelet und zwar bei den ersteren mit dem zweiten, bei den letzteren mit vier Fingern der ausgespannten Flughaut eine Stütze bietet, ist bei den *Vögeln* durch das Gefieder die Oberflächenvergrößerung bewerkstelligt, und damit etwas Höheres erzielt.

Auch aus der auf dem festen Boden sich bethätigenden locomotorischen Function der Gliedmaße entspringen mancherlei wichtige Differenzirungen. Aus dem bei den meisten *Reptilien* bestehenden Zustande der functionellen Gleichartigkeit der Finger kommt es schon bei manchen Lacertiliern (Chamaeleonten) zu einer die Hand als *Greiforgan* umgestaltenden Sonderung, welche in anderer Weise erst bei *Säugethieren* wieder erscheint.

Nachdem in den unteren Abtheilungen derselben die indifferente Stützfunction sich mit der locomotorischen in die Gliedmaße theilt, erhält der erste Finger bei

Prosimiern als Daumen eine höhere functionelle Bedeutung, lässt auch unter Ausbildung des Drehgelenks des Radius die Hand zu jenem Werkzeuge sich vervollkommnen, wie es bei den Primaten, und darunter auf höchster Stufe beim Menschen, besteht. Mannigfaltig bleibt auch der Gebrauch der Hand in anderen Säugethierordnungen, in denen der Daumen jene selbständige Action nicht erlangt hat. Aber dann tritt die Stützfunction bei der Ortsbewegung immer mehr hervor, und wenn anfänglich die ganze Hand dabei den Boden berührte, so kommen von da nur successive immer beschränktere Strecken in jenen Dienst, und in ähnlicher Weise ergiebt sich mit der Ausbildung einiger oder auch nur eines Fingers, die Rückbildung der übrigen, deren Function von den ersteren übernommen wird (Ungulaten).

In den beiden großen Formenreihen, in denen die Vordergliedmaße ihre Entfaltung nimmt, zeigt sich die außerordentlich verschiedene Werthigkeit der Structur derselben in einer Anzahl von Befunden. In der Flosse begegnet man einem von einfacherem Zustande ausgehenden Anwachsen der Skelettheile. Vermehrung der Radien bezeichnet den Weg der Ausbildung des Organs, und eine Gliederung jener Stücke schafft wiederum Einheiten bis schließlich eine mächtige Summe einzelner Skeletstücke besteht. Aber auch diese genügen nicht (Haie) und das Integument liefert noch »Hornfäden« zur Vergrößerung der Fläche. Indem weiterhin noch das Hautskelet in die Rolle des inneren Skelets (Ganoiden und Teleostei) eintritt, kommt eine noch viel bedeutendere Complication der Structur zu Stande. Aber die dabei bestehende hochgradige Sonderung von Skelettheilen führt doch nicht zu höheren Stufen, die erst in der anderen Formenreihe erreicht werden. Hier ist eine viel geringere Zahl von Skelettheilen in Verwendung, aber ihre Anordnung lässt sie mannigfaltigere Differenzirung gewinnen aus der Anpassung an vielartige mit der terrestren Lebensweise gegebene Verhältnisse. Innerhalb eines viel engeren Rahmens in Bezug auf die Anzahl der Skelettheile erwächst durch jene ein Einfluss auf nicht minder bedeutenden Reichthum der Organisation.

II. Vom Skelet der hinteren Gliedmaßen.

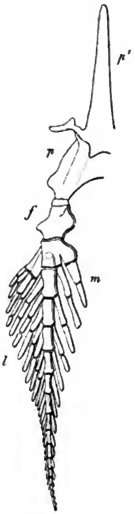
A. Vom Beckengürtel.

§ 154.

Wenn wir den Schultergürtel im niedersten Zustand als einen knorpeligen Bogen fanden, und in beiden Gliedmaßen einander nicht völlig fremde, sondern homodyname Gebilde erkennen, so ist das auch bei den *Holocephalen* der Fall. Der Beckengürtel bildet ein bogenförmiges Knorpelstück, welches median vor dem After sich mit dem anderseitigen verbindet, und in seiner Mitte auf einem Vorsprunge die freie Gliedmaße trägt. Damit entspricht er in den Hauptpunkten dem Schultergürtel. Wie bei diesem besteht ein dorsaler und ein ventraler Abschnitt, wobei dem letzteren die mediane Vereinigung zukommt. Nahe am Vorderrande, und zwar gegen den Gelenktheil zu, bestehen zwei Durchbrechungen, indem Nerven vom

Knorpel umwachsen wurden. Gegen diesen Befund des Beckengürtels erscheint jener der *Selachier* in so fern reducirt, als der bei Chimaera noch bedeutende dorsale Abschnitt nur bei den Rochen noch deutlich erkennbar ist, bei den Haien dagegen durch einen kürzeren, zuweilen ganz unbedeutenden Vorsprung (Processus iliacus) vertreten ist, während die beiderseitigen ventralen Theile in völliger medianer Verschmelzung bestehen.

Fig. 348.



Beckengürtel und Bauchflossenskelet von Ceratodus. *p* Becken. *p'* medianer Fortsatz. *f* Femur. *m* mediale, *l* laterale Radien, nach v. Davidoff.

Ob bei fossilen Haien (*Xenacanthinen*) ein getrenntes Becken bestand, ist nicht mit Bestimmtheit anzugeben. Doch besteht Wahrscheinlichkeit, dass das große, den gegliederten Flossenstamm tragende Stück, kein Basale der freien Gliedmaße ist, sondern einen noch nicht mit dem anderseitigen verschmolzenen Beckentheil vorstellt. Jedenfalls ist eine solche Verschmelzung bei den lebenden Selachiern allgemein, und es bildet der Beckengürtel ein nicht unbeträchtliches, quer vor dem After liegendes Knorpelstück, welches lateral die freie Gliedmaße angefügt hat. Ein Nerv durchsetzt es in einem Canale. So ist, nur in der größeren oder geringeren Ausdehnung in die Quere verschieden, der Beckenknorpel Stütze für die freie Hintergliedmaße und erscheint unter den Fischen nur noch bei den *Dipnoern* in einiger Ausbildung (Fig. 348 *p*). Sein schmaler, nur den ventralen Abschnitt vorstellender Körper zieht sich nach hinten in einen kurzen, nach vorn in einen langen medianen Fortsatz (*p'*) aus, zu dessen beiden Seiten nochmals je eine Fortsatzbildung vorkommt. Sie entspricht einem auch bei manchen Haien hier vorhandenen Höcker, sowie auch der vordere Medianfortsatz bei Selachiern bereits vertreten ist, so dass im Dipnoerbecken, abgesehen von dem Fehlen des Nervencanals, bei Selachiern waltende Befunde erkennbar sind.

Die Bedeutung des Beckens für die freie Hintergliedmaße lässt verstehen, wenn mit der Reduction oder geringeren Ausbildung der letzteren am Becken gleichfalls eine Reduction, ja ein vollständiger Schwund sich einstellt. Das trifft sich bereits bei *Ganoiden*, deren Bauchflosse, den Elasmobranchiern gegenüber, auf regressivem Wege sich findet, wie ja auch bei den *Teleostei* diese Gliedmaße ihre Bedeutung verlieren, und bei vielen völlig schwinden kann. Ein einfaches medianes Knorpelstückchen repräsentirt das Becken bei Polypterus (vergl. Fig. 372), und bei den Knorpelganoiden scheinen als vom Skelet der freien Gliedmaße abgegliedert beschriebene Knorpelstücke Rudimente paariger Beckentheile zu sein (Polyodon, Scaphirhynchus). Dass bei dieser Sachlage unter den Ganoiden andere derselben (Lepidosteus, Amia), ebenso wie die Teleostei, auch jener Beckenrudimente entbehren, ist als weitere Folge der Functionsminderung der Bauchflosse

zu verstehen. Dabei übernehmen dann der freien Gliedmaße angehörige Skelettheile die Function des verlorenen Beckens, indem sie die Stützen der freien Gliedmaße abgeben (s. bei dieser). So läuft bei den Fischen der Beckengürtel durch verschiedene Stufen der Rückbildung bis zu seinem völligen Schwunde.

Die Erhaltung der freien Extremität bei Verlust des Beckens steht scheinbar im Widerspruche zu den die Vordergliedmaße betreffenden Verhältnissen, da hier noch innere Reste beim Schwinden äußerer Theile erhalten bleiben. Dieser Widerspruch löst sich durch die Prüfung des functionellen Verhaltens, welches Verschiedenheiten darbietet. Da kommt vor Allem der Begattungsapparat in Betracht, welcher durch die Bauchflosse der Elasmobranchier geliefert wird (s. unten) und dessen Verlust auch auf das Becken wirken muss. Er bleibt mit ihm erhalten (Elasmobranchier) und ist mit ihm untergegangen (Ganoiden, Teleostei).

Mit dem Becken der *Chimären* steht bei den Männchen nahe an der Vereinigungsstelle der beiderseitigen Hälften eine in einer Hauttasche geborgene, von einer Knochenschicht überzogene elliptische Knorpelplatte in Verbindung, welche am Rande feine Zähnchen trägt und durch Muskeln bewegt wird. Sie ist wohl ein Reizorgan bei der Copula. Die Einrichtung scheint aus einem von der Flosse auf das Becken übergetretenen Knorpelstrahl abzustammen.

Ob der bei einem fossilen Rochen (Cyclobatis oligodactylus) beschriebene bedeutend seitlich vorragende Processus iliacus in der That einen solchen vorstellt, möchte ich nicht als sicher betrachten. (A. Smith-Woodward, On the pelvic cartilage of Cyclobatis. Proceed. Zool. Soc. 1888. S. 127.)

Eine meiner Auffassung des Beckens der Fische entgegengesetzte giebt Wiedersheim (Gliedmaßen). Er geht von der irrigen Annahme aus, dass die Radien der Flosse die primären Gebilde der Gliedmaße vorstellen (vergl. § 145) und nimmt, darauf gestützt, das Flossenskelet der Störe (s. unten) als einen primitiven Zustand an, aus dem jenes der Selachier hervorgegangen sei.

Über das Becken der Ganoiden s. v. Davidoff, Morph. Jahrb. Bd. VI. Olga Metschnikoff, Z. Morph. des Beckens und Schulterbogens der Knorpelfische. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XXXIII.

Über das Becken der Fische s. Wiedersheim, Morph. Jahrb. Bd. VII.

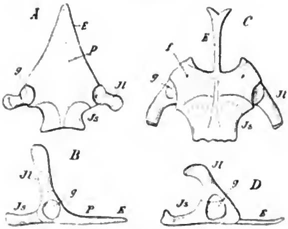
§ 155.

Mit der Änderung des functionellen Werthes der Hintergliedmaße kommen auch für das Becken neue Einrichtungen zur Geltung, vor Allem durch die Befestigung desselben an der Wirbelsäule, wodurch der am Becken articulirenden Gliedmaße eine dem Körperstamm sich übertragende Wirksamkeit bei der Ortsbewegung zu Theil wird. Dieser Anschluss lässt für das Becken einen Zustand voraussetzen, in welchem es noch nicht auf den ventralen Abschnitt beschränkt war, wie bei den Selachiern und Dipnoern, sondern noch seinen dorsalen Abschnitt wie bei Chimaera besaß, somit also noch die Bogenform aufwies. Aus dem Fehlen vermittelnder Zustände — denn das Verhalten von Chimaera, so wichtig es ist, kann doch nicht auf dem Wege zu höheren Gestaltungen liegen — ermessen wir den Umfang der Lücke, welche die letzteren von den niederen trennt.

So begegnen wir bereits bei Amphibien der neuen Organisation auch am Beckengürtel, welcher mit der Rippe und dem Wirbel, der als *Sacralwirbel* erscheint,

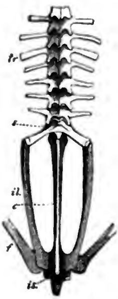
Verbindung sucht. Wir unterscheiden den ventralen und dorsalen Abschnitt, an deren Vereinigungsstelle die *Pfanne des Hüftgelenks* liegt. Bei den Urodelen ist das schlanke, schräg nach hinten aufsteigende dorsale Stück großentheils ossificirt und bildet das *Ilium* (*Jl*). Der ventrale Abschnitt ist eine breite, größtentheils knorpelige Platte, an deren hinterem Abschnitte jederseits eine meist bis zur Pfanne reichende Ossification besteht, die wir als *Ischium* (*Js*) unterscheiden (vergl. Fig. 349). Am knorpeligen Vordertheile der Platte bestehen die schon bei Selachiern gesehenen Öffnungen (*f*) fort, und bei Perennibranchiaten setzt dieser Abschnitt breit, aber in verschiedener Art terminal gestaltet sich nach vorn zu fort (Fig. 349 *A*), indess derselbe Theil bei Salamandrinen als medianer terminal gegabelter Fortsatz erscheint, das sogenannte *Epipubis* (*E*) (Fig. 349 *C*). Aus der Vergleichung dieser beiden Zustände (Fig. 349 *A*, *C*) geht hervor, dass das Epipubis bereits in der Platte des Pubis (*A*, *E*) besteht, und nicht als besonderer Fortsatz auftritt. Seine Entstehung geht sonach aus einer bilateralen Reduction eines Theiles der ventralen Beckenplatte hervor. In dieser mächtigen Entfaltung der ventralen Beckenplatte und ihrem Zusammenhang mit der Stammesmuskulatur wird der Hanpttheil der der Gliedmaße zu leistenden Stützfunction zu sehen sein, welche von der bei den Perennibranchiaten noch nicht völlig erreichten, erst bei Salamandrinen gewonnenen Ilio-Sacralverbindung übernommen ist. Ein anderer ebenso wichtiger Factor für die Ausdehnung der Beckenplatte ist in der Muskulatur der Hintergliedmaße zu suchen, welche dort ihre Ursprungsstelle besitzt. Es liegt demgemäß in jener Gestaltung des Beckens eine Anpassung an die von Seite der Gliedmaße gestellten höheren Ansprüche an die Stützleistung des Beckens. Durch die Iliosacralverbindung ist aber immer schon der Weg gebahnt, auf welchem das Becken und mit ihm die Hintergliedmaße zu neuer Bedeutung gelangen.

Fig. 349.



Becken von Menobranchus und Salamandra. *A*, *C* von unten. *B*, *D* von der rechten Seite. *g* Gelenkpfanne. Andere Bezeichnungen im Texte erklärt.

Fig. 350.



Wirbelsäule und Becken des Frosches. *tr* Lateralfortsätze der Wirbel. *s* Sacralwirbel. *c* Steißbein. *il* Ilium. *is* Schamsitzbein. *f* Femur.

Das bei den Urodelen noch gering ausgebildete Ilium ist bei den *Anuren* in einen mächtig in die Länge gestreckten Knochen übergegangen (Fig. 350 *il*), welcher an eine neue, mit der Ausbildung der Hintergliedmaßen zur Sprungbewegung in Zusammenhang stehenden Gestaltung des Beckens anschließt. Dieses Ilium tritt distal

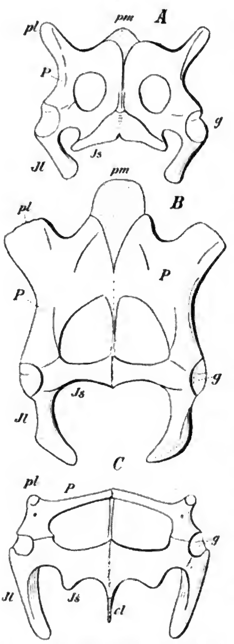
hinterwärts zu einer aus dem ventralen Abschnitt entstandenen, in verticaler Richtung entfalteten Platte, welche beiderseits die Gelenkpfanne (*g*) trägt. Deren hinterer Abschnitt wird durch die an einander gerückten Ossa ischii gebildet, während der vordere aus verkalkendem Knorpel gebildet wird. Beide Abschnitte nehmen mit dem Ilium an der Pfannenbildung Theil.

Während bei den lebenden Amphibien jede Beckenhälfte nur zwei knöcherne Bestandtheile umfasst, Ilium und Ischium, kam schon bei vielen fossilen Abtheilungen noch ein dritter hinzu, das *knöcherne Schambein* (Os pubis), indem der vor dem Obturatorinsloche befindliche Abschnitt der knorpeligen Beckenplatte ossificirte. Ein vor dem bedeutenderen Sitzbeine liegendes Schambein war bei den *Stegocephalen* verbreitet und kam auch den *Labyrinthodonten* zu, bei welchen jedoch das Schambein weit von der Pfanne entfernt liegt. Der letztere Umstand sowie die bedeutende präacetabulare Ausdehnung des Ischium lassen vermuthen, dass der letztere Knochen sich auch in den Bereich des später dem Pubis zufallenden Antheils einer primitiven Knorpelplatte ausgedehnt hat und dass demzufolge (bei Mastodonsaurus) *noch kein Pubis besteht*, so dass der als solches bezeichnete Knochen jenem entspräche, dem wir erst bei den Säugethieren als Epipubis wieder begegnen (vergl. Fig. 362 *m*). Auch manche andere Zustände (Eryops, Cope), bei denen ein einheitlicher ventraler Knochen weit vorn, von der Pfanne entfernt, einen als Pubis gedeuteten Abschnitt besitzt, sprechen für jene Auffassung. Das besonders bei Stegocephalen bedeutendere Volum des Ilium lässt gleichfalls einen fortgeschritteneren Zustand erkennen, so dass wir hier bereits alle in den höheren Abtheilungen herrschenden Bestandtheile des Beckengürtels ausgebildet sehen.

Unter den Reptilien erinnern manche fossile Formen in der umfänglichen Entfaltung des ventralen Abschnittes im Allgemeinen an die Befunde urodeler Amphibien, wie die *Sauropterygier*, bei welchen jener Abschnitt von einer größeren Öffnung durchsetzt wird, deren hintere Begrenzung das Sitzbein bildet, so dass die vordere von einem auch noch zur Pfanne gelangenden, und weit nach vorn ausgedehnten Pubis dargestellt wird. Die Öffnung scheint aus einer Erweiterung des Obturatoriuscanales entstanden zu sein, und kann für die jetzt selbständige Entfaltung des Pubis als ein Fenster gelten, während das Ilium an Umfang noch zurücktrat. In ähnlicher Weise finden wir auch bei den *Schildkröten* die Formung des Beckens, und bei aller Mannigfaltigkeit seiner ventralen Theile ist das Ilium (*Il*) meist nur ein schlankes Knochenstück (Chelonia, Sphargis), welches jedoch bei Manchen zur Vergrösserung des Anschlusses bereits eine proximale Verbreiterung besitzt. Die Scham- und Sitzbeine umschließen jederseits ein Foramen ischio-pubicum (Foramen obturatum) (Fig. 351 *A*), und vereinigen sich in der Medianlinie, und die ersteren sind lateral in einen bald breiten (Fig. 351 *B*), bald schlankeren (Fig. 351 *A*) Fortsatz ausgezogen, welcher auch an der gleichen Stelle des vorderen knorpeligen Beckenabschnittes urodeler Amphibien vorkommt (Processus lateralis, Bojanus). Er verbindet sich ligamentös mit dem Plastron. Median bleibt noch ein Knorpelrest vor den Schambeinen bestehen und bildet manchmal eine bedeutende vorspringende Platte (Sphargis), die aber auch bei anderen nicht

ganz geschwunden ist (Fig. 351 *A*, *B*, *pm*) und gleichfalls als ein Erbstück vom Amphibienzustande zu gelten hat. Auch zwischen Scham- und Sitzbeinen können mediane Knorpelreste erhalten bleiben (Sphargis), und indem die Foramina obturatoria sich in dieser Richtung erweitern, treten die Scham- und die Sitzbeine allmählich aus der medialen Begrenzung jenes Loches, und beide Foramina obturatoria sind nur durch einen ligamentösen, theilweise knorpeligen Strang von einander geschieden (Fig. 351 *B*) (Trionyx, Chelonia).

Fig. 351.



Becken von unten: *A* von Testudo, *B* Chelonia, *C* Hydrosaurus. *g* Gelenkpfanne. *P* Os pubis. *Js* Os ischii. *Jl* Os ilei. *pl* Processus lateralis. *pm* Processus medialis. *cl* Os cloacae (Hypoischium).

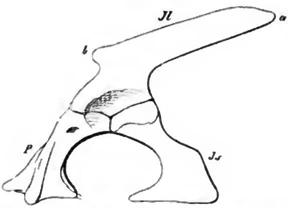
Wie die Entstehung eines Schambeines die Reptilien von den lebenden Amphibien auszeichnet, so ist auch in der Ausbildung des Foramen obturatum zu einer weiten Durchbrechung der ventralen Beckenplatte eine bedeutendere Veränderung geworden. Sie ist als eine Fensterbildung zu erachten, welche bei Schildkröten auch den Canalis obturatorius aufnimmt, aber nicht durch diesen bedingt wird.

Bei den *Rhynchocephalen* kommt es zu einer leichteren Gestaltung des Beckengürtels, die sich vor Allem am Schambein bemerkbar macht. Aber an die Schildkröten erinnert noch die mediane Vereinigung von Scham- und Sitzbein jeder Seite durch Knorpel, so dass die beiderseitigen Durchbrechungen der ventralen Beckenplatte von einander getrennt bleiben. Im Übrigen stimmt der Beckengürtel mit dem der *Lacertilier* überein, wie denn auch der Canalis obturatorius in beiden Abtheilungen nicht, wie bei den Cheloniern, mit dem Foramen obturatum zusammenfällt, sondern selbständig das Schambein durchsetzt (Fig. 351 *C*). Der Processus lateralis (*pl*) des Schambeins bleibt dagegen zumeist erhalten (er fehlt bei Chamaeleo), wenn auch nicht in dem Maße, den er bei Schildkröten besaß. Die Volumsminderung des Schambeins lässt das Sitzbein im ventralen Beckenabschnitte im Übergewicht erscheinen, wobei sogar eine kleine Fensterbildung auftreten kann (Lacerta muralis, Leydig), während der mediane Zusammenhang zwischen Scham- und Sitzbein auf eine schmale ligamentöse Brücke reducirt ist, wie wir es bei Chelonia trafen, so dass für Scham- wie für Sitzbein eine gesonderte Symphyse besteht.

Die Auflösung der noch bei den meisten Schildkröten erhaltenen Symphysis pubo-ischiadica verleiht bei den Lacertiliern beiden Knochen eine größere Selbständigkeit (Fig. 352), und wir können darin eine Vermittelung erkennen zu den Zuständen des Beckens der *Crocodile*.

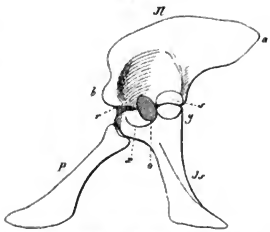
Hier ist das Schambein wie bei den Lacertiliern nach vorn gerichtet, aber es läuft verbreitert in eine membranöse Platte aus, entbehrt somit der Symphyse. Da es auch von der Pfanne ausgeschlossen ist (Fig. 353 *p*), ist begreiflich, dass ihm eine andere Deutung zugetheilt ward, während seine Genese aus dem auch dem übrigen Beckengürtel zu Grunde liegenden Knorpel (C. K. Hoffmann) und damit frühe Continuität mit ersterem, die alte Auffassung festhalten lässt. Aus dem Ausschlusse des Schambeines von der Pfanne des Hüftgelenkes ergiebt sich eine Ausdehnung des Ischium im Pfannenbereiche, dasselbe läuft daselbst in zwei Fortsätze aus (Fig. 353 *x y*), welche mit dem Ilium (*Jl*, *r s*) die Pfanne umschließen und damit zugleich eine Durchbrechung (*o*) des Grundes der letzteren.

Fig. 352.



Linksseitige Ansicht des Beckens von Monitor. *Jl* Darmbein. *Js* Sitzbein. *p* Schambein. *a* hinteres Ende des Darmbeines. *b* vorderer Höcker.

Fig. 353.



Linksseitige Ansicht des Beckens von Alligator lucius. *x*, *y* zwei Äste des Sitzbeines, welche mit *r*, *s*, zwei Fortsätzen des Darmbeines, eine im Pfannengrund befindliche Durchbrechung *o* umschließen. Übrige Bezeichnung wie in nebenstehender Figur.

An dem vorderen Fortsatze des Ilium ist das Pubis beweglich angefügt, welchem auch, wie bei den Monitoren (Fig. 352 *p*), der Processus lateralis abgeht. Ebenso fehlt der noch bei Monitor vorhandene Obturatoriuscanal, indess er in dem weiten Foramen obturatum, wie bei den Schildkröten, Aufnahme fand.

Von großer Bedeutung ist die am *Ilium* der Crocodile vorhandene Veränderung. Die bei Cheloniern und Lacertiliern schlankere Form dieses Knochens ist in eine gedrungenere umgewandelt (Fig. 353 *Jl*) und bietet für die Sacralverbindung größere Flächen. Wenn auch an ersterer wie bei den Schildkröten und Lacertiliern nur zwei Wirbel betheiligt sind, so ist doch das Gefüge des Beckens, besonders den Lacertiliern gegenüber, dadurch ein festeres geworden, dass das kürzere Ilium die Sacralverbindung nicht mehr postacetabular erscheinen lässt.

Das Becken erfährt Rückbildungen bei den *schlangenartigen Sauriern*, aber

kein Theil schwindet ganz, und auch die Sacralverbindung bleibt erhalten im Gegensatze zu den *Amphisbänen*, bei welchen das Becken nur auf ein das Ilium und Pubis darstellendes Stückchen reducirt ist. Die Verbindung mit der Wirbelsäule ging verloren und wird höchstens durch die Anlehnung an eine Rippenspitze in secundärer Art vermittelt. Beckenrudimente sind unter den *Ophidiern* vorhanden, bei Peropoden und einigen Stenostomenfamilien, und zwar vorwiegend auf das Pubis beschränkt. Von den anderen Theilen bestehen nur unansehnliche Reste, welche den Stenostomen sogar abgehen.

Die mediane, von der Schambeinfuge ausgehende Fortsatzbildung der *Schildkröten* ist gewiss von der bei urodelen Amphibien vorhandenen Knorpelplatte abzuleiten, und wie dort Muskelursprüngen dienend. Ihn als einen *besonderen* Skelettheil, *Epipubis*, zu betrachten besteht kein Grund, da durchaus nichts Selbständiges vorliegt. Den *Lacertiliern* kommen gleichfalls Andeutungen solcher Fortsatzbildungen als Knorpelreste zu, welche manchmal sogar ossificiren sollen (Gecko, C. K. Hoffmann). Verschieden davon sind die bei Chamaeleonten zur Seite der Schamfuge den Schambeinen angefügten kleinen Knöchelchen, deren Bedeutung unbekannt ist. Verbreiteter sind bei den Lacertiliern die von der Sitzbeinfuge aus nach hinten sich erstreckenden Stützgebilde, die bald paarig, bald unpaar entspringen und der ventralen Cloakenwand angelagert sind. Diese auch selbständig ossificirenden Bildungen gingen aus einem Fortsatze des die Symphyse bildenden Beckenknorpels hervor und sind als *Os cloacae* bekannt (*Hypoischium*, C. K. Hoffmann) (Fig. 337 *C, cl*). Alle diese Sonderungen sind nur für die engeren Abtheilungen von Bedeutung und nehmen an dem Gange der Organveränderung durch die Vertebratenorganisation keinen Theil.

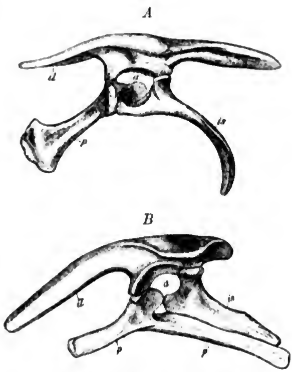
Über das Becken der Amphibien und Reptilien vergl. Gorski, Becken der Saurier. Diss. Dorpat 1852. M. Fürbringer, Die Knochen und Muskeln der Extremitäten etc. (op. cit.). C. K. Hoffmann, Beiträge zur Kenntnis des Beckens der Amphibien und Reptilien. Niederl. Arch. f. Zoologie. Bd. III. Derselbe, Beitr. z. vergl. Anat. d. Wirbelthiere. Ibidem. Bd. IV. H. Gadow, Beitr. z. Myol. der hint. Extr. der Rept. Morph. Jahrb. Bd. VII. A. Bunge, Untersuch. zur Entw. des Beckengürtels der Amphibien, Reptilien u. Vögel. Diss. Dorpat 1880. A. Sabatier, op. cit. E. Mehnert, Untersuch. über die Entw. des Beckengürtels der Emys lutaria. Morph. Jahrb. Bd. XVI. Derselbe, Entw. des Os hypoischium etc. bei den Eidechsen. Morph. Jahrb. Bd. XVII. R. Wiedersheim, Gliedmaßenskelet (op. cit.).

§ 156.

Von den Amphibien an begann der Beckengürtel an der Wirbelsäule Befestigung zu nehmen, was zuerst nur mittelbar durch eine bewegliche Rippe erreicht ward. Dass hierbei nur unter Voraussetzung coordinirter Muskelaction dem Becken ein Stützpunkt geboten werden konnte, ist einleuchtend. Daher ergiebt sich bei den Reptilien ein Fortschritt, indem nicht mehr eine bewegliche Rippe, sondern ein Fortsatz des Wirbels selbst, über dessen costale Beziehung bei der Wirbelsäule berichtet ist, das Becken trägt. Diese Articulatio sacro-iliaca nahm schon bei Lacertiliern und Crocodilen zwei Wirbel in Anspruch und bei manchen Schildkröten kam sogar ein dritter hinzu (Chelonia). Aber bei dem geringen Umfange jener Wirbel kommt die Vermehrung der Stützfunction wenig in Betracht.

Mit einer Steigerung der Leistung der Gliedmaßen findet eine Vermehrung der Sacralwirbel statt, d. h. das Ilium erstreckt seine Verbindung über andere, vorher nicht dem Sacrum zugehörige Wirbel, indem es mit der Volumsvermehrung der an ihm entspringenden Muskulatur sich der Wirbelsäule entlang vergrößert. Auf diese Art erworbene Sacralwirbel finden sich bei fossilen Reptilien, so z. B. bei den mit Gehfüßen ausgestatteten *Theromorphen*, unter denen bei den *Anomodonten* das Ilium an 5—6 Wirbeln Befestigung nahm. Auch unter den *Dinosauriern* ist das Ilium gleichfalls dem Erwerb einer größeren Zahl von Sacralwirbeln angepasst, die sogar bis auf 10 steigen kann (Triceratops). Eine Ausdehnung des Ilium besteht schon bei den Sauropsiden und kann hier als eine Weiterbildung eines bei Crocodilen gesehenen Zustandes betrachtet werden (vergl. Fig. 354). Bedeutender ist die Veränderung bei anderen Dinosauriern gediehen. Die Fortsatzbildung des Ilium ist hier bald prä-, bald auch noch postacetabular erfolgt. Für letzteres bietet Fig. 354 *A* ein Beispiel, während die präacetabulare Fortsatzbildung in Fig. 354 *B* überwiegt. Damit verbinden sich auch am übrigen Beckengürtel Eigenthümlichkeiten, indem Scham- und Sitzbein bedeutend divergiren, und das letztere wie bei den Crocodilen mit zwei Schenkeln an die von einer Öffnung (*a*) durchbrochene Pfanne tritt (*A*, *B*). Für beide Knochen besteht je eine Symphyse. Der vordere acetabulare Fortsatz des Ischium tritt an das Schambein, welches zwar gleichfalls an der Pfanne betheiligt ist, allein doch dadurch an das Verhalten bei Crocodilen erinnert, dass es nur einen geringen Anschluss an das Ilium besitzt (vergl. Fig. 354 *A*, *B*). An dem letzteren erscheint eine von der bei anderen Reptilien (Rhynchocephalen, Lacertiliern und Crocodilen) abweichende Richtung. Während dort die zwischen Scham- und Sitzbein ausgebildete Divergenz vorwiegend auf Rechnung des Schambeins kam, ist sie bei Dinosauriern auch durch das Ischium gebildet (Fig. 354 *A*), welches eine mit dem hinteren Iliumfortsatze parallele Stellung anstrebt, und dadurch der Gesammtheit des Beckens eine neue Configuration verleiht. Es kann dabei zugleich bedeutend sich verlängern, und aus der gedrungenen Form in eine schlanke übergehen (Fig. 355). Mit diesem Verhalten verbindet sich eine vom Schambeine

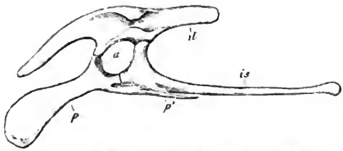
Fig. 354.



Linke Beckenhälften von orthopoden Dinosauriern: *A* von Triceratops flabellatus, *B* von Stegosaurus stenops. *il* Ilium. *p* Pubis. *is* Ischium. *p'* Postpubis. *a* Durchbrechung der Pfanne. (Nach MARSH.)

ausgehende Fortsatzbildung, welche, gegen das Ischium zu gerichtet, ein längs desselben sich ausdehnendes Knochenstück vorstellt. Es ist bald dem Ischium innig angeschlossen (Fig. 354 *B*), wie eine Verstärkung desselben, bald ist es schlanker geformt und nur auf Strecken (Fig. 355) oder auch nur mit einem Fortsatze des Ischium in Contact, so dass in der Entfaltung dieses den Orthopoden und Ornithopoden unter den Dinosauriern verbreiteten *Postpubis* (MARSH) verschiedene Zustände sich darbieten. Unter diesen vermissen wir bis jetzt noch die Übergänge von einem indifferenten Zustande her, aber sie sind zu erschließen durch die bei manchen Ornithopoden erhaltenen Befunde, wo das Postpubis nur in geringer Entfaltung getroffen wird (Fig. 355 *p'*).

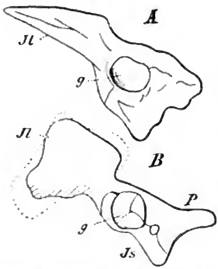
Fig. 355.



Linke Beckenhälfte von Claosaurus armatus. *il* Ilium. *is* Ischium. *p* Pubis. *p'* Postpubis. *a* Durchbrechung der Pfanne. (Nach MARSH.)

In dieser Beckenform wird der hinteren Gliedmaße durch die reichere Sacralbildung nicht nur eine festere Stütze geboten, sondern es müssen daraus auch Einrichtungen der Muskulatur entspringen, durch welche die in Vergleichung mit der vorderen bedeutend mächtigere hintere Gliedmaße den größeren Theil der Stützfunction, und wohl auch einen solchen an der Locomotion übernimmt. *Daraus ergiebt sich der Beginn einer Aufrichtung des Körpers*, wie sie wohl auch durch die mächtige Ausbildung des Schwanzes unterstützt bei Iguanodonten bestanden haben muss.

Fig. 356.



Rechte Beckenhälfte: *A* von Dicynodon tigris, *B* von Platypodisaurus. Bezeichnungen wie vorher. (Nach SEELEY.)

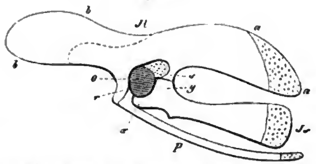
In der geringen Breitenentfaltung des Ilium sprach sich ein niederer Charakter des Reptilienbeckens aus, welcher durch die Längsausdehnung bei Dinosauriern nicht wesentlich alterirt ward, und auch da, wo er, wie bei den Crocodilen und manchen Dinosauriern, aufgehoben scheint, diesen doch nicht gänzlich verloren geht. Um so auffallender tritt bei Theromorphen eine Verbreiterung des Ilium hervor (Fig. 356 *B*), und indem hier auch im ventralen Beckenabschnitte auffallende Zustände sich darbieten, wie in der Schamsitzbeinverbindung und in der Stellung des Beckens, kann daraus eine »Säugethierähnlichkeit« deducirt werden. Wir glauben nicht, dass daraus auf phyletische Beziehungen zu Säugethieren zu schließen gestattet ist.

Aus den im Bereiche der Reptilien erworbenen Einrichtungen ging der Beckengürtel der Vögel hervor, bei welchen der Körper nach dem Übergange der Vordergliedmaße in Flügel, in der Hintergliedmaße die einzige Stütze besitzt

und mit derselben die Locomotion auf dem Boden vollzieht. Wenn wir auch im Becken der Vögel nicht ganz unmittelbare Anschlüsse an die Reptilien erkennen, da die eigentlichen Zwischenformen uns noch unbekannt sind, so besteht doch in jenen in allen wesentlichen Punkten die Vorbereitung zu dem bei den Vögeln Ausgeprägten, wie von mir nachgewiesen ward.

Das Darmbein (*Jl*) (Fig. 357) erstreckt sich hier nicht nur weit nach hinten (*aa*) auf ursprünglich caudale Wirbel, sondern lässt den vorderen Fortsatz zu einer breiten Platte (*bb*) sich gestalten. Diese dehnt sich längs des Lendenabschnittes der Wirbelsäule sogar noch auf den thoracalen aus, und zieht dadurch eine beträchtliche Anzahl von Wirbeln ins Bereich des Beckens, welches somit die Stütze der Hintergliedmaßen über einen großen Abschnitt der Wirbelsäule vertheilt. Dieses Verhalten kommt aus einem viel niederen während der Ontogenese zur Entfaltung, und der postacetabulare Abschnitt konnte von mir als der ältere nachgewiesen werden, so dass hierin noch ein an Lacertilier erinnernder Zustand sich wiederholt. Während der vordere Abschnitt des Ilium (*bb*) nur knöchern sich gebildet hat, ist der hintere (*aa*) knorpelig vorgebildet, und bleibt es bis zu vollendetem Wachsthum. Von der durchbrochenen Pfanne aus tritt das Sitzbein (*Js*) ziemlich parallel mit dem hinteren Darmbeinstücke nach hinten und ähnlich verläuft das schwache, mit einem kleinen Abschnitte an der Pfanne betheiligte Schambein (*P*), dessen das Sitzbein überragende Enden meist convergiren und bei Struthio sogar eine Symphyse bilden. Ein vorwärts gerichteter Theil des Pubis ist entweder nur angedeutet oder fehlt ganz. Zwischen Darm- und Sitzbein, wie zwischen diesem und dem Schambein treten verschiedene Verbindungen ein.

Fig. 357.



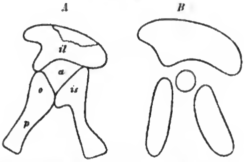
Linke Hälfte eines Vogelbeckens. Der punktirte Abschnitt bezeichnet den durch Knorpelwachsthum sich nach hinten (*a*, *a*) verlängernden Theil der drei Stücke des Beckens. Die punktirte Linie grenzt den ohne Betheiligung von Knorpel nach vorn wachsenden Theil des Darmbeines (*b*, *b*) ab. *o* Durchbrechung der Pfanne. *r*, *s* Fortsätze des Ilium (*Jl*). *x*, *y* Fortsätze des Ischium (*Js*) in der Umgebung der Pfanne. *P* Pubis.

Wenn wir im Ilium und Ischium eine bei den Sauriern vorhandene Gestaltung wiederkehren sehen, und das Gleiche auch in der Durchbrechung des Pfannengrundes, so kommt dem Pubis eine Besonderheit zu, die es dem Postpubis der Dinosaurier hat vergleichen lassen. Die Ontogenese hat aber ergeben, *dass dieser Skelettheil anfänglich gleich dem wahren Pubis der Reptilien eine senkrecht zur Längsachse des Ischium gerichtete Lage hat, aus der es erst allmählich die Richtung nach hinten einschlägt* (BUNGE), und dadurch dem Postpubis der Saurier homomorph sich darstellt.

Da während der Ontogenese des Vogelbeckens kein Stadium erscheint, in welchem die Andeutung eines Postpubis sich kund gäbe, so ist auch von daher kein Grund zu entnehmen, in jenen Dinosauriern, welche das Postpubis besitzen, die

Vorfahren der Vögel zu sehen. Wenn wir auch annehmen wollten, dass das Postpubis-Stadium, wie es gewiss auch für die Dinosaurier einen späteren, aus dem ursprünglichen Pubis hervorgegangenen Erwerb vorstellt, bei den Vögeln einfach übersprungen wäre, so ist doch durchaus kein zwingender Grund für diese Annahme vorhanden, und wir werden in jenen Dinosauriern nur von einer mit den Vögeln gemeinsamen Stammform abgezweigte Formen zu erblicken haben (Mehnert). Die drei Bestandtheile des Vogelbeckens haben in einem gewissen Stadium eine mit den Theilen der Becken gewisser Dinosaurier übereinstimmende Lage (vergl. Fig. 358 A, B) und erscheinen auch bei wild lebenden Vögeln getrennt, während beim Huhne nur für das Pubis eine solche Trennung bemerkbar ist (Mehnert). Diese Thatsache ist desshalb von Wichtigkeit, weil sie lehrt, dass ursprünglich einheitliche Skelettheile mit mehrfachen Anlagen auftreten können, indem jeder Bestandtheil mit der seinem umfänglichsten Abschnitte entsprechenden Partie zuerst Sonderung empfängt. Nicht aber darf aus jenem Verhalten gefolgert werden, dass jene discreten Anlagen von vorn herein discreten Skelettheilen entsprechen.

Fig. 358.



A linke Beckenhälfte von Brontosaurus excelsus. (Nach Marsh.) B Theile des Beckens eines Embryo von Larus ridibundus. Der Kreis in der Mitte bezeichnet den Kopf des Femur. Bezeichnungen wie vorher. (Nach Mehnert.)

Die Gestaltung des Beckens der Vögel bietet manche Verschiedenheiten in den einzelnen Abtheilungen dar. Sehr mannigfach ist das Verhalten des hinteren Abschnittes des Ilium, welcher sich immer einer größeren Strecke der Wirbelsäule anlegt und auch damit synostosiren kann. Bei den Ratiten hält sich das Ischium größtentheils davon getrennt, während es bei Carinaten eine Verbindung damit eingeht, meist nur distal, so dass ein oft großes Foramen ischiadicum übrig bleibt. Bei Rhea treten die Ischia unterhalb des Sacrums unter einander in Verbindung (Owen). Auch bei Dromaeus fand ich ein ähnliches Verhalten. Die Ossa pubis folgen bald den Sitzbeinen in gekrümmtem Verlaufe und übertreffen sie fast immer an Länge. Gleich ist die Länge bei Apteryx, wo eine distale Anlagerung stattfindet. Ein Fortsatz des Ischium tritt sehr allgemein bei Carinaten zum Anfange des Pubis und begrenzt, zuweilen auch ligamentös ergänzt, einen *Canalis obturatorius*, während fernerhin das Pubis entweder erst mit dem distalen Abschnitte des Ischium eine Verbindung eingeht und mit diesem eine zweite größere Öffnung umschließt (*Foramen obturatum*), oder ohne die Bildung einer solchen Öffnung direct dem Sitzbeine anlagert. Wie an den anderen Theilen des Beckens, kommt es auch hier zu einer völligen Concrescenz (Gallus). Die freien Enden der Schambeine convergiren zuweilen, einander bedeutend genähert und durch ein eine Symphyse repräsentirendes Band unter einander in Zusammenhang.

Bezüglich des *präacetabularen Fortsatzes* (Processus pectineus) des Beckens, der bei manchen Vögeln sehr ausgebildet ist (Apteryx, Hühnern etc.), sei nur bemerkt, dass eine Beziehung zu einem Praepubis und dergl. schon desshalb ausgeschlossen ist, weil er bei Carinaten gar nicht dem Schambeine, sondern dem Ilium angehört, wie ich ihn als solchen schon längst nachgewiesen und als »*Spina iliaca*« bezeichnet habe. Aber es kann sich auch das Pubis daran betheiligen (Casuarins, nach Sabatier) und dann hat es den Anschein, als ob jener Theil einem rudimentär gewordenen Pubis der Dinosaurier entspräche und das Pubis durch das Postpubis der

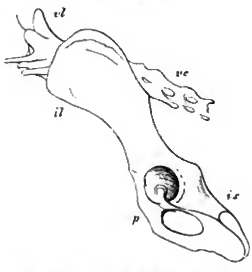
letzteren repräsentirt sei. Auch bei Apteryx ist der Fortsatz am Knorpel der Schambeinanlage (W. K. PARKER) und bleibt bei eingetretener Ossification zwischen Ilium und Pubis noch einige Zeit knorpelig bestehen. Daraus folgt aber keine Änderung der oben gegebenen Auffassung, wie ja auch die Ontogenese eben jene andere Deutung als irrig erwiesen hat (s. oben).

Über das Becken der Vögel s. GEGENBAUR, Beiträge zur Kenntnis des Beckens der Vögel. Jen. Zeitschr. Bd. VI. A. SABATIER, op. cit. TH. H. HUXLEY, On the characters of the Pelvis etc. Proceed. of the Royal Soc. Vol. XXVIII. BUNGE, l. cit. A. JOHNSON, The development of the pelvis girdle. Stud. from the morph. laboratory Cambridge. Vol. II. P. 1. G. BAUR, Bemerkungen über das Becken der Vögel und Dinosaurier. Morph. Jahrb. Bd. X. E. MEHNERT, Über die Entwickelung des Os pelvis der Vögel. Morph. Jahrb. Bd. XIII. B. HALJ, Bidrag til kännedomen om den morphologiska byggnaden af Ilium hos Carinaterna. Lunds Univ. Årsskrift. T. XXIV.

§ 157.

Wie in dem Verhalten des Beckens eine Reihe von Formen durch die Dinosaurier zu den Vögeln ausläuft, und hier in manchen Besonderheiten ihren Abschluss findet, so ergeben sich wiederum bei Reptilien Zustände, welche von Sauriern zu den Säugethieren leiten, wenn wir auch, wie schon oben bemerkt wurde, in jenen nicht die directen Vorfahren dieser zu erkennen vermögen. Das Charakteristische des Beckens dieser Formenreihe liegt in der Stellung, welche der ventrale Abschnitt zum dorsalen einnimmt. Eine vom Ilium durch die Pfanne und Schamsitzbeine gelegte Linie tritt schräg von vorn nach hinten unter die Längsachse der Sacralwirbelsäule. Das Ilium findet sich daher *vor* den Schamsitzbeinen. Diese nach hinten geneigte Beckenform findet sich bei *Anomodonten*, deren Ilium zuweilen verbreitert einer größeren Anzahl von Sacralwirbeln (5—6) sich anschließt und mit Ischium und Pubis zu einem massiven Hüftbein (Os innominatum) vereinigt ist. Die beiderseitigen Schamsitzbeine vereinigen sich median in einer meist ossificirten Symphyse und bilden eine mächtige Knochenplatte, an welcher eine in der Regel unansehnliche Öffnung (Canalis obturatorius) den sehr verschieden großen Antheil der beiden Skeletstücke bezeichnet.

Fig. 359.



Linksseitige Ansicht des Beckens eines Hundes. *il* Ilium. *is* Ischium. *p* Os pubis. *vl* vorletzter Lumbalwirbel. *vc* Caudalwirbel.

Sind auch dadurch recht auffällige Eigenthümlichkeiten ausgedrückt, so kommt doch durch die Stellung der Haupttheile des Beckens zu einander ein der mammalen Beckenform sehr nahe stehendes Verhalten zum Ausdruck.

Am Becken der *Säugethiere* sind die drei aus Verknöcherung des jederseitigen Beckenknorpels hervorgehenden Stücke längere Zeit selbständig, verschmelzen

aber gleichfalls zu einem einzigen »Hüftbein«, an welchem man sie als in der Pfanne vereinigte Abschnitte unterscheidet. Das Darmbein verbindet sich mit einer sehr verschiedenen Zahl von Wirbeln. Das Sitzbein schließt sich schon bei manchen Beutelthieren der Wirbelsäule an, indem es neben ihr lagert (Phascolarctus) oder dabei auch terminal sich mit ihr verbindet (Phascolomys), welches Verhalten auch bei Edentaten besteht, und unter Synostosirung die Zahl der Sacralwirbel bedeutend erhöht. Aber diese Verbindung ist auf eine Ossification des Bandapparates (Ligamenta ischio-sacralia) zurückzuführen, welcher jene Theile auch bei anderen Säugethieren in Zusammenhang setzt.

Die ventrale Verbindung der beiden Hüftbeine in einer Schamsitzbeinfnge kommt sowohl den Monotremen als auch den Beutelthieren, vielen Nagern und den meisten Artiodactylen und Perissodactylen zu, und bedingt eine langgestreckte Form des Beckens. Bei Insectivoren und Carnivoren beschränkt sich die Verbindung mehr auf die beiden Schambeine, und in den höheren Ordnungen findet dies noch entschiedener statt. Doch ist auch bei den Affen durch eine lange Schambeinfuge und Schmalheit des Kreuzbeins eine lauggestreckte Beckenform bedingt, die bei den niederen Affen durch die geringe Breite und mindere Divergenz der Darmbeine von der menschlichen sich unterscheidet, während bei den anthropoiden wenigstens in der Verbreiterung der Darmbeine eine der menschlichen Form genäherte zu Stande kommt.

Fig. 360.



Becken von Procyon lotor.

Fig. 361.

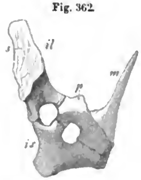


Becken von Talpa europaea.

il Darmbein. is Sitzbein. p Schambein. s Kreuzbein. c Schwanzwirbel.

Als eine selbständige Anpassung besteht bei manchen Säugern z. B. Insectivoren (Fig. 361) und Chiropteren an der Stelle der Schambeinsymphyse eine bloße Bandverbindung, welche bei weiblichen Individuen sogar eine bedeutende Ausdehnung erhalten kann (z. B. bei Erinaceus). Scham- und Sitzbein umgrenzen ein Foramen obturatum, welches bei Monotremen durch geringen Umfang sich auszeichnet und dadurch ebenso wie die bei Echidna bestehende Durchbrechung des Pfannengrundes (vergl. Fig. 362) an niedere Zustände erinnert.

Fig. 362.



Linke Beckenhälfte von Echidna von innen gesehen. il Darmbein. s Verbindungsfläche desselben mit der Wirbelsäule. is Sitzbein. p Schambein. m Epipubis.

Eine neue Einrichtung tritt nur in den niedersten Abtheilungen auf. Vor den Schambeinen finden sich bei *Monotremen* und *Beutelthieren* noch zwei besondere bewegliche Knochenstücke, *Epipubis*, die gerade oder schräg nach vorn gerichtet sind, und als Beutelknochen (Ossa marsupialia) (Fig. 362 *m*)

bezeichnet wurden. Mit der Beckenbildung stehen sie in keinem näheren Zusammenhang.

Da es *paarige* Skelettheile sind, welche sich mit ihrer meist breiten Basis zwar der Schamfuge nähern, aber niemals von derselben ausgehen, können sie auch nicht mit jenen medianen, meist knorpelig bleibenden Fortsatzbildungen des Amphibien- und Reptilienbeckens homologisirt werden, welche dort gleichfalls als »Epipubis« bezeichnet zu werden pflegen. Schon unter den Beutelthieren sind sie (bei Thylacinus) rudimentär, und gingen als Skelettheile bei den monodelphen Säugethieren verloren, doch sind ligamentöse Bildungen in denselben Beziehungen zur Muskulatur wie die Epipubisknochen bei manchen wahrgenommen (bei Canis, Huxley).

Bei dem Mangel einer hinteren Extremität erliegt auch der Beckengürtel einer Rückbildung. So wird er bei den *Cetaceen* meist durch zwei sowohl unter sich als auch von der Wirbelsäule getrennte Knochen dargestellt, welche rudimentäre Schamsitzbeine vorstellen. Auch bei den *Sirenen* bestehen ähnliche Rudimente. Für die Erhaltung solcher Reste ist vorzüglich die Beziehung zum äußeren Geschlechtsapparat von Bedeutung, indem dadurch auch eine Function bestehen bleibt.

Wie bei den Vögeln sondert sich auch das knorpelige Hüftbein der *Säugethiere* mit drei discreten Stücken, von denen das Ilium und Ischium am frühesten sich vereinigen, während das Pubis länger getrennt bleibt (E. Mehnert), welch letzteres Verhalten auch für den Menschen bekannt ist (E. Rosenberg). Über die Deutung dieses ontogenetischen Processes muss ich auf das oben (S. 557) für die Vögel Bemerkte verweisen, und sehe auch hier nur eine Cänogenese, wie das durch die Vergleichung mit den phylogenetisch älteren Beckenformen zu begründen ist. In diesen giebt es keine drei discreten Skeletstücke, welche erst secundär, wie die Ontogenese darstellt, sich unter einander verbinden. Dagegen kann keinerlei Einspruch erhoben werden. Ein gleicher cänogenetischer Vorgang spricht sich in der Ontogenese des Foramen obturatum aus. Auch hier bezeichnet die vom Pubis und vom Ischium ausgehende Fortsatzbildung zur Umschließung jener Öffnung nur den Weg der ontogenetischen Sonderung der indifferenten Anlage in Knorpelgewebe auf der dem späteren Zustande entsprechenden Strecke. Wenn also ontogenetisch das Pubo-Ischium nicht in einer continuirlichen Knorpelplatte vorgebildet ist, sondern der spätere Zustand schon in der Anlage auftritt, so geht daraus nur das Übersprungenwerden des *durch das Verhalten der Amphibien nothwendig vorauszusetzenden* ursprünglichen Zustandes hervor, und die Ontogenese liefert wieder ein eclatantes Beispiel für ihr Ungenügen zu phylogenetischen Schlüssen.

E. Mehnert, Über die Entwickelung des Beckengürtels bei einigen Säugethieren. Morph. Jahrb. Bd. XV.

Die Ossification des *Os pubis* erfolgt bei *Ornithorhynchus* von zwei Stellen aus (Wiedersheim), ventral oder vorn und dorsal oder hinten, was vielleicht als eine Anpassung an die Verbindung des Epipubis mit dem Schambeine anzusehen ist und auch mit der Entstehung einer besonderen Ossification in der ventralen Begrenzung der Pfanne bei manchen Säugethieren in Zusammenhang steht (Howes). Ob dieser Pfannenknochen nicht in die Kategorie der secundären Ossificationen zu verweisen ist, wie sie an vielen Stellen des Säugethierbeckens auftreten ist durch jene Annahme noch nicht widerlegt.

Die Betheiligung des Os pubis an der Bildung der *Pfanne* erscheint bei den Säugethieren in sehr verschiedenem Maße, und bei einzelnen aus verschiedenen Ordnungen kommt es zu einem Ausschluss des Knochens (z. B. Lepus, Inuus). Wenn wir dieses auch nicht als etwas Zufälliges ansehen, so ist es doch in so fern von keiner fundamentalen Bedeutung, als die drei Hauptstücke des Beckens selbst nur Ossificationen eines ursprünglich einheitlichen knorpeligen Skelettheiles sind, wie sehr dieser auch durch die cänogenetische Anlage in drei Theilen einem nicht weiter Blickenden als ein von Anfang zusammengesetztes Gebilde erscheinen mag.

Die *Begrenzung der Pfanne* trifft sich bei den Monotremen mit continuirlichem Rande, während sie bei den übrigen fast allgemein mit einer Incisur versehen ist, was MEHNERT von dem Unterbleiben der Entstehung eines Processus ischii acetabularis pubicus ableitet. Dass aber hier kein solcher Fortsatz zu Stande kommt, dürfte vielmehr seinen Grund in dem mit der Incisura acetabuli zusammenhängenden Apparate des zum Femurkopfe ziehenden *Ligamentum teres* haben, welches zwar nicht bei allen Säugethieren sich erhält, aber doch jenseits der Monotremen eine durch die Fossa acetabuli bezeugte Einrichtung bildet. Bei Elephas, Hippopotamus fehlt die Grube am Femurkopfe, bei Rhinoceros ist sie nur angedeutet, welche Differenzen mit Änderungen der Insertion des Ligamentum teres im Zusammenhange zu stehen scheinen (WELCKER, Zeitschr. f. Anat. Bd. II).

Über die *Beckenrudimente* s. BRANDT, Symbolae (op. cit.). MAYER, Über das Becken des Delphins. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1849. STRUTHERS, The rudiment. Hind-limb of a great Fins Whale. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXVII. P. J. VAN BENEDEN, Bull. Acad. Belge. Sér. II. T. XXV. S. 57. W. LECHE, Z. Anat. d. Beckenregion bei Insectivoren. Kongl. Svenska Vetenskaps Akad. Handlingar. Bd. XX. Nr. 13. GEGENBAUR, Über den Ausschluss des Schambeins von der Pfanne des Hüftgelenkes. Morph. Jahrb. Bd. II. E. MEHNERT, l. c. H. WELCKER, l. c. A. SABATIER, op. cit. R. WIEDERSHEIM, Die Phylogenie der Beutelknochen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. LIII. Suppl. TH. H. HUXLEY, On the charakters of the pelvis in Mammalia. Proceed. Roy. Soc. Vol. XXVIII. G. B. HOWES, On the mammalian pelvis. Journal of Anatomy and Phys. Vol. XXVII.

Rückblick auf den Beckengürtel.

§ 158.

Mit der am Schultergürtel gegebenen Bogenform ist am Beckengürtel in dessen niederen Zuständen nur selten eine Übereinstimmung vorhanden (*Holocephale*), indem ein median mit dem anderseitigen verbundenes Knorpelstück durch die Verbindungsstelle mit der freien Gliedmaße in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt getheilt wird. Vom dorsalen sind bei *Selachiern* meist nur Andeutungen vorhanden, aber der ventrale Abschnitt bildet mit dem anderseitigen einheitlich eine starke Knorpelspange, an welcher lateral die Gliedmaße sitzt. In ein medianes Knorpelstück zusammengedrängt erscheint das Becken bei den *Dipnoern* mit paarigen und unpaaren Fortsätzen versehen, welche der Fixirung in der Muskulatur dienen. Unter den den *Ganoiden* beigezählten besitzt nur noch Polypterus ein Rudiment eines medianen Knorpels, dem die Extremität sich anfügt, und bei den anderen ist es ebenso wie bei Teleostei mit der veränderten Function der Gliedmaße verschwunden.

Beide Abschnitte treten erst wieder mit den *Amphibien* auf, deren urodele

Formen hier die primitiveren Verhältnisse darbieten. Der dorsale Abschnitt, meist klein, wird ossificirend zum *Ilium*, der ventrale bildet eine mit der anderseitigen in der Regel connivirende Knorpelplatte, an deren hinterem Rande eine Verknöcherung das *Ischium* bildet. Die Verbindung des ventralen und des dorsalen Abschnittes bildet von nun an die Pfanne des Hüftgelenks. Das Ilium hat an einer Rippe Anschluss genommen, bald nur ligamentös, bald durch Articulation, und damit ist der erste Schritt zur Gewinnung innigerer Verbindung mit dem Achsenskelet geschehen. Von den bei Urodelen bestehenden Einrichtungen leiten sich die sehr veränderten der Anuren ab, welche in einer bedeutenden Verlängerung der Ilia und medianen Zusammendrängung des ventralen Abschnittes ihr Charakteristicum besitzen.

Neue und sehr differente Gestaltungen fanden wir bei den *Sauropsiden*. Das Ilium ist unter den Reptilien bei *Schildkröten* und *Lacertiliern* zwar noch schlank, aber länger geworden und findet immer Verbindung mit der Wirbelsäule, wo es 2—6 Wirbel in Anspruch nimmt. Die ventralen Theile werden von einer Öffnung durchbrochen (Foramen obturatum), deren hintere Begrenzung das Ischium vorstellt, indess in der vorderen ein neuer Knochen, das *Pubis*, auftritt. In der medianen Verbindung beider erhält sich Knorpel, bei Schildkröten oft auch nach vorn plattenförmig ausgedehnt. Mächtiger ist dieser mediane Knorpel auch bei Sphenodon. Auf der Strecke, auf welcher er die beiden Foramina obturata trennt, erfährt er schon bei Schildkröten Rückbildung, und allgemein bei Lacertiliern wird er hier auf ein Ligament reducirt. Ähnlich verhalten sich auch die *Crocodile*, aber deren vorn verbreitertes Pubis ist außer Verbindung mit der Pfanne und das gedrungene Ilium ist auch in die Breite entfaltet.

Die fossilen *Dinosaurier* bieten das Ilium nicht bloß nach hinten, sondern auch nach vorn zu längs der Wirbelsäule ausgedehnt und haben mit der größeren Zahl der Sacralwirbel eine festere Stütze erreicht. Dabei richtet sich auch das Ischium mehr caudalwärts und kann sogar eine mit dem hinteren Iliumabschnitte parallele Stellung einnehmen, während das Pubis nach vorn sieht. Ein von ihm ausgehender Fortsatz (*Postpubis*) folgt bei manchen dem Ischium und dient zur größeren Festigung des Ganzen.

Mit der präacetabularen Verlängerung des Ilium und der Ausdehnung des Beckens an der Wirbelsäule erlangt die Hintergliedmaße allmählich Herrschaft über den Rumpf, indem sie allein ihn stützt und bewegt und die vordere Gliedmaße wird zu anderer Verwendung disponibel. Aus solchen Verhältnissen ging auch das Becken der Vögel hervor, für welches außer der prä- und postacetabularen des Ilium die caudale Richtung sowohl des Ischium als auch des Pubis charakteristisch wird. An beiden ging auch fast ganz allgemein die ventrale Symphyse verloren, die höchstens noch für das Pubis ligamentös angedeutet wird, und für die hierdurch dem Becken werdende Minderung an Festigkeit hat wieder die Iliosacralverbindung compensatorisch zu gelten.

Die Componenten des Hüftbeins kommen bei den *Säugethieren* in andere Lagebeziehung; wie schon bei fossilen Reptilien (Anomodonten) das Ilium *prä-*

acetabular sich erstreckte, so ist es auch hier der Fall, und das Ischinm erscheint postacetabular auch in der Fortsetzung des Ilium und mehr oder minder parallel mit der (caudalen) Wirbelsäule, mit der es durch Ligamente im Zusammenhang steht. Zuweilen synostosirt es mit derselben. Mit dem Ischium umschließt das Pubis ein Foramen obturatum, und beide Knochen schließen ventral mit einer Scham-Sitzbeinsymphyse das Cavum pelvis ab.

In manchen Abtheilungen erfährt diese Symphyse eine Beschränkung auf das Schambein, aber auch dann begründet die knöcherne Umrahmung der Foramina obturata einen Gegensatz zu dem Verhalten bei den meisten Reptilien, sowie auch die Ausdehnung jener Öffnung mit der vollen Betheiligung der Scham- und Sitzbeine an der Begrenzung derselben lebhaft gegen die Befunde der Vögel contrastirt. Ein neuer, dem Becken zukommender, von ihm selbst aus entstandener Skelettheil besteht im *Epipubis*, welches am meisten bei Monotremen ausgebildet, nur noch bei Marsupialiern, bei manchen allerdings schon in Reduction begriffen, sich forterhält, wiederum auf weit zurückliegende Zustände deutet.

Im phylogenetischen Gange der Veränderungen des Beckengürtels zeigt sich das bei Fischen vorhandene Knorpelstück schon in dieser Abtheilung in Rückbildung bis zum Schwunde, indess es von den Amphibien an mit dem Auftreten von Ossificationen an ihm in divergenter Richtung sich weiter bildet, und bei Vögeln und Säugethieren in seinen Extremen erscheint. Wenn auch nicht ausschließlich so ist doch zum großen Theile die Hintergliedmaße mit ihren mannigfaltigen functionellen Sonderungen hierbei ein bedeutsamer Factor, und jedenfalls wird unter diesem Einflusse die sacrale Verbindung einander ursprünglich fremder Skelettheile erzielt, woraus für die Wirbelsäule selbst wieder neue Zustände entspringen.

B. Skelet der freien Gliedmaſse (hintere Extremität).

a. Bauchflossenskelet.

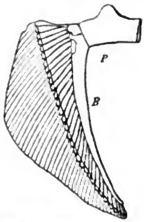
§ 159.

Die für die Vorderextremität geschilderten Einrichtungen greifen in ähnlicher Weise auch an der hinteren Gliedmaße Platz, und wir erkennen in beiden homodyname Gebilde, wenn auch viele Differenzen an beiden auftreten. Bei den *Fischen* bilden sie die Bauchflosse. Ihr Skelet zeigt bei den *Selachiern* eine ähnliche Beschaffenheit wie jenes der Brustflosse und als bedeutendste Verschiedenheit kann in Vergleichung mit jenem die geringe Ausbildung der dort als Pro- und Mesopterygium beschriebenen Abschnitte angeführt werden. Dagegen bildet das Metapterygium immer den Hauptabschnitt der Flosse. Wir sehen somit hier das *Archipterygium* noch vorwalten, aber von der der vorderen Gliedmaße zu Grunde liegenden Form durch den uniserialen Radienbesatz unterschieden, so dass es sich auch dadurch von einfacherer Beschaffenheit zeigt. Aus dieser Differenz ergiebt sich kein Grund gegen die Unterordnung auch dieser Form unter die des Archipterygiums, denn wir sehen schon in der Brustflosse Ceratodus gegenüber

eine Minderung der medialen Radien, und können dieses als Übergangszustand zu dem Befunde der Bauchflosse ansehen.

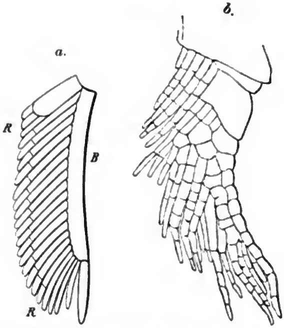
In der Zusammensetzung ergeben sich zwischen den alten, Pleuracanthinen und den lebenden Selachiern anscheinend recht bedeutende Differenzen. Sie werden bei näherer Prüfung bedeutend gemindert. Beiden kommt ein Flossenstamm zu. Er ist bei den Pleuracanthinen in reicher Gliederung, mit einem größeren Basalstücke versehen (Fig. 364 *b*). Von den Gliedern des Stammes gehen Radien in lateraler Richtung aus, und diese sind selbst mehr oder minder reich articulirt. Wir wollen auch beachten, dass manche dieser Radien wieder getheilt sind (Xenacanthus) und dass hier an deren Stelle auch manche Umwandlungen von Radiengliedern in plattenförmige Stücke bestehen (Fig. 364 *b*). Die Radien zerfallen dabei in mehrere Gruppen, in denen sie sowohl an Länge als auch an Art der Gliederung verschieden sind. Damit contrastiren die lebenden Selachier. Der Flossenstamm besteht in der Hauptsache aus einem sehr verlängerten Basale (Fig. 363 *B*), welches lateral eine dichte Reihe einfacher, nur terminal mit einer Abgliederung versehene Radien trägt. Hier herrscht im Flossenskelet eine viel größere Einfachheit als bei den Pleuracanthinen, und sehr geringe Differenz zeigt sich unter den Radien, wenn auch die ersten gewöhnlich nicht mehr dem Basale, sondern direct dem Beckengürtel angefügt sind. Damit kommt es denn auch zu einer Propterygiumbildung (vergl. Fig. 364 *a*), welche bei manchen (Squatina, Heptanchus) durch die Vorwärtsrichtung des ersten, in seinem Basale mächtiger ausgebildeten Radius aus einer Anzahl von Radien zusammengesetzt wird, die von jenem Basale getragen werden (Fig. 363). Es kommt also hier zu derselben Erscheinung, die wir am Brustflossenskelet der Rochen als eine dessen Besonderheit begründende erkannten.

Fig. 363.



Bauchflossenskelet von Heptanchus. *P* Becken. *B* Basale des Metapterygium. Das Dermalskelet ist gleichfalls angegeben.

Fig. 364.

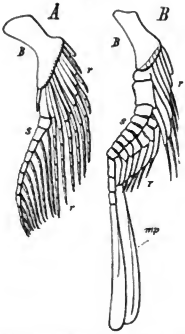


Bauchflossenskelet: *a.* von Carcharias glaucus, *b.* von Xenacanthus Decheni (nach Fritsch). *B* Basale. *R* Radien.

Wenn wir die Verwandtschaft der beiderlei Skeletformen der alten und der neuen Haie anerkennen, so wird in der einen Form der ältere, in der anderen der jüngere Zustand gesucht werden

müssen, und damit fällt auf die Pleuracanthinen die primitive Bedeutung. Das was wir da als Flossenstamm annahmen, terminal in viele Glieder fortgesetzt, tritt uns bei den Modernen als ein einheitlicher Knorpel entgegen. Da bleibt doch nichts übrig, als die Annahme einer Concrescenz der vielen kleinen Stücke zu dem einen größeren! Wir wollen uns hüten so voreilig zu sein. Mit der Verwachsung von Gliedmaßentheilen, denen kein ganz geringes Maß von Beweglichkeit zukam, hat es Bedenken, sobald man das Alles nicht auf ontogenetischem, die Theile in ziemlicher Ruhe darbietenden Wege, will vor sich gehen lassen. Es ist daher zu fragen, ob jener einheitliche Flossenstammknorpel nicht auf einem anderen Wege entstanden sein könnte. Dafür spricht aber das Verhalten des Basale, welches bei Pleuracanthinen von beträchtlicher Größe ist (Fig. 365). Es ist nicht unwahrscheinlich, dass jener mächtige einheitliche Flossenstamm durch das Auswachsen jenes Basale entstand, bietet doch der Basalknorpel schon bei Pleuracanthinen beträchtliche Längedifferenzen, und trägt beim Weibchen mehr als doppelt so viele Radien als er beim Männchen besitzt (vergl. Fig. 365 *A, B*).

Fig. 365.

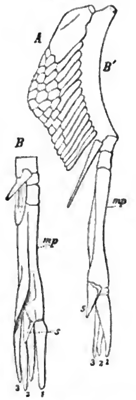


Linke Bauchflosse von Pleuracanthus colbergensis. *A* weiblich, *B* männlich. *B* Basale. *s* Stamm. *r* Radien. *mp* Mixipterygium. (Nach A. Fritsch.)

Eine besondere, sehr wichtige Veränderung gehen die Endstücke des Bauchflossenskelets ein, indem sie, bei den Männchen in verschiedener Art differenzirt, *als Begattungsorgan fungiren.* Sie erscheinen dann durch ihre bedeutende Größe wie Anhänge der Bauchflosse, und kommen in ähnlicher Weise auch den *Chimären* zu. Die Hintergliedmaße trägt ein Begattungsorgan, oder *ist, da sehr Vieles auf letzteres sich bezieht, in ein Begattungsorgan umgewandelt.* Durch diese Einrichtung kommt der Gesammtheit der Bauchflosse der Elasmobranchier eine specielle Bedeutung zu. *Sie ist zugleich Stützorgan für jene Anhänge.* Aus dem terminalen Verhalten der Hintergliedmaße, ihrer Umgestaltung im Dienste einer neuen Function, ist auch der Mangel des medialen Radienbesatzes abzuleiten. An der Vordergliedmaße ist er gerade an dem Theil des Metapterygiums entfaltet, welcher an der hinteren in jenen Apparat umgewandelt ist, so dass das Bestehen jener primitiveren Verhältnisse gar nicht mehr zu erwarten steht. Mit der Entstehung des langen Basale muss für den Apparat, wie ihn die Pleuracanthinen besitzen, unter Schwund der beweglichen Stammstrecke die allmähliche Verlegung auf das einheitliche Basale zu Stande gekommen sein. Wir kennen von einem solchen Vorgange bis jetzt keine Stadien, aber er ist als Hypothese berechtigt, wenn man die Entstehung des einheitlichen Flossenstammes aus einer Concrescenz für nicht begründbar hält. Wir hätten somit in dem Bauchflossenskelet der recenten Selachier recht veränderte Zustände und es wäre dieses Skelet keines-

wegs als einfaches Seitenstück zur Brustflosse anzusehen. Das knüpft an die andere, jener Gliedmaße ursprünglich fremde Function, die hier zur Herrschaft gelangt ist.

Fig. 366.



A Hintergliedmaße eines männlichen Cestracion Philipi. *B* Endstrecke von der lateralen Seite. *mp* Mixipterygium desselben. *B'* Basale. *s* Stachel. *1, 2, 3* Endknorpel.

Mit der Brustflosse theilt die Bauchflosse auch den ihr beiderseits zukommenden Beleg von *Hornfäden*, welche gleichfalls eine Vergrößerung des Stützapparates über das knorpelige Skelet hinaus vorstellen. Die gesammte Hintergliedmaße erscheint dadurch bei den männlichen Thieren in zwei Strecken gesondert, die proximale behält die Flossenstructur (Fig. 366 *A*), während die distale einen Copulationsapparat bildet, welcher Pterygopodium (Petri) geheißen wurde. Da dieser Theil mit einem Fuße nichts zu thun hat, mag er *Mixipterygium* heißen. Bei dem Geschlechtsapparat wird auf speciellere Befunde desselben zurückzukommen sein.

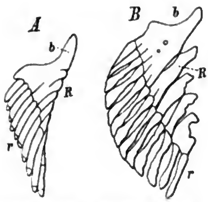
Die Sonderung einer Radiengruppe am Basale und der Umstand, dass die folgenden Radien bei Pleuracanthus je einem Gliede des Flossenstammes entsprechen, war Anlass diese Glieder als Radienglieder anzusehen und den Flossenstamm aus solchen aufgebaut zu betrachten (Wiedersheim). Wenn nun das Verhalten der Radien schon bei Xenacanthus zwang, dem Stamme *mehrere* Glieder zuzutheilen, so wird durch die Vergleichung mit der Brustflosse noch viel mehr das Bestehen eines gegliederten Flossenstammes begründet, und durch die bei den Dipnoern gegebene Übereinstimmung von Brust- und Bauchflosse (s. unten) wird die Unhaltbarkeit jener Auffassung vollends dargethan.

§ 160.

Mit den Ganoiden beginnt am Skelet der Bauchflosse eine beträchtliche Veränderung, welche zu sehr verschiedenen Deutungen der Befunde Veranlassung gab. Bei den *Stören* bilden knorpelige, hinter einander gereihte Radien, deren vordere unter einander basal zu einem größeren Stück verbunden scheinen, die Grundlage des Skelets. Die medialen Glieder der distalen Radien sind bei Polyodon in Fortsätze ausgezogen, während sie bei Acipenser und Scaphirhynchus sich glatt an einander reihen (Fig. 367 *A*). Das vordere radientragende Plattenstück zieht sich allgemein medial in einen Fortsatz (*b*) aus, der dem gleichen der anderen Seite entgegensieht, und auch in Abgliederung sich darstellen kann, wie er denn auch als Becken gedeutet wurde. Die Vergleichung mit den Selachiern lässt in dem Fehlen eines die Radien gemeinsam tragenden Basale die bedeutendste Differenz erkennen, die wohl mit dem Mangel eines zweifellosen Beckens im Zusammenhang steht. *Beides leite ich von der geänderten functionellen Bedeutung der Bauchflosse ab. Sie hat bei den Ganoiden den bei den Selachiern so mächtigen Apparat des Mixipterygiums verloren*, jedenfalls nicht ausgebildet, und

damit schwand auch der Flossenstamm, und nur die Radien des Flossenskelets erhielten sich. *Das Schwinden des Stammes erklärt auch den Verlust des Beckens*, an welches er gestützt war. Wenn die Ontogenese jenen aus der Vergleichung sich ergebenden ursprünglichen Zustand nicht nachweist, so leistet sie damit nicht weniger, als in unzähligen anderen Fällen, in welchen sie sogleich den definitiven Zustand producirte. Ob die zur vorderen Platte vereinigten Radien, die mit dieser dem *Propterygium* der Selachier homolog scheinen, aus einer Propterygiumbildung hervorgingen, oder diesen Zustand erst bei den Stören erwarben, ist nicht sicherzustellen, wenn es auch bei der allgemeinen Verbreitung unter den Stören wahrscheinlich wird. Im Ganzen ist diese Frage nur von untergeordneter Bedeutung, denn die Hauptsache bleibt die *Verschmelzung von Radiengliedern*, die in allen Stadien sich darbietet (vergl. Fig. 367), so dass an ihr nicht gezweifelt werden kann.

Fig. 367.



Skelet der rechten Bauchflosse von Knorpelganoiden. *R* Basalstücke (verschmolzene Radienstücke). *r* Endstücke der Radien. *b* Fortsatz. (Nach RAUTENBERG.)

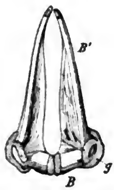
Jenes aus Radiengliedern gewordene Basalstück bildet, bei den *Knochenganoiden* ossificirend, den bedeutendsten Theil des Flossenskelets. Es stützt sich durch wechselseitige proximale Überlagerung (Lepidosteus, Amia) und ist auch mit einigen mehr oder minder rudimentären Radien besetzt. So übernimmt bei den Ganoiden *ein aus Radien entstandener Abschnitt die Stützfunction für die Bauchflosse*, und bietet dem freien Theile der letzteren auch die Verbindung mit dem Rumpfe. Der Mangel des Beckengürtels wird also compensirt durch den Zusammenschluss des aus dem Propterygium entstandenen Basale, und dieses gewinnt bei den *Teleostei* noch größere Bedeutung, indem es in einer beträchtlichen Ausdehnung zur medianen Vereinigung gelangt (Fig. 369). Sie gab Anlass, in diesen Theilen das »Becken« der Knochenfische zu sehen. Auch als Os pubis ward es bezeichnet. Wir vermögen darin morphologisch nichts von einem Becken zu sehen, nachdem der Beckengürtel schon bei den Stören verschwunden ist. Die Ausdehnung dieser jetzt als Becken fungirenden Skelettheile geschieht wesentlich durch knöcherne Fortsatzbildungen, an denen die knorpelige Anlage nicht betheiligt ist. Die ihr entsprechende Stelle trägt die freie, aus knöchernen Radien bestehende Flosse. Von den Fortsätzen der Basalia ist ein vorderer (B') sehr allgemein. Er läuft verschmälert zum Ende, wo die beiderseitigen zusammenstoßen, so dass also

Fig. 368.



Skelet der Hintergliedmaße von Amia calva. *B*, *r* wie vorhin. (Nach v. DAVIDOFF.)

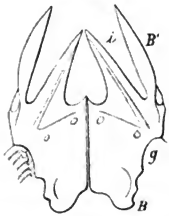
Fig. 369.



Skelet der Hintergliedmaße von Salmo salar. *B'*, *B* Basale. *g* Gelenk. (Nach BRUCH.)

für den Knochen *zwei* mediane Verbindungen bestehen (Fig. 369). Bei anderen ist die Medianverbindung in der ganzen Länge vorhanden. Sie kann sich auch partiell oder vollständig in verticaler Richtung erstrecken. Nur selten bleiben beide Hälften vollständig getrennt. Zu dem vorderen Fortsatz kommt noch ein hinterer, dem in der Regel nur geringe Ausdehnung zukommt. Er ist schon bei den einfachsten Befunden vorhanden, und zwar von dem knorpelig vorgebildeten Abschnitte (vergl. Fig. 370 *B*) ausgehend. Zuweilen kommt er zu bedeutender Entfaltung, so dass von ihm die größte Strecke der Medianverbindung dargestellt wird (Fig. 371 *B'*). Der vordere Fortsatz erhält nicht selten einen Genossen, wobei die Entscheidung, welcher den primitiveren vorstellt, nicht ganz leicht ist. Ich glaube als solchen in Fig. 370 den medialen (*i*) betrachten zu dürfen, denn in nicht wenig Fällen besteht dieser allein, wenn er auch von der Medianlinie entfernt ist und auch terminal dieselbe nicht immer erreichend. In Fig. 371 ist er sehr bedeutend ausgebildet. In Fig. 370 ist der laterale vordere Fortsatz (*B'*) vorhanden, der in der erstgenannten Figur fehlt. Dagegen besteht für einen dritten vorderen Fortsatz noch ein kleiner Vorsprung, der sich zu einem die Medianverbindung fortsetzenden Theile entwickeln kann (Fig. 371 *b*).

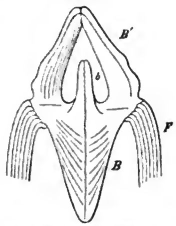
Fig. 370.



Skelet der Hintergliedmaße von *Arius thalassinus*. An der rechten Hälfte noch ein Theil der dermalen Radien. *B*, *B'* wie vorhin. *i* innerer Fortsatz. *g* Gelenk.

Die schon bei Knochenganoiden rudimentär gewordenen freien Radien (Fig. 368) haben sich nur selten bei Teleostei erhalten (einige Physostomen), und zwar in fernerer Reduction. Dadurch sind die aus dem Hautskelet entstandenen knöchernen Strahlen der Bauchflosse in directe Articulation mit dem Basale gelangt, an welchem ein knorpeliger Überzug (Rest des primitiven Knorpels) die Anfügestelle auszeichnet.

Fig. 371.



Skelet der Hintergliedmaße von *Trigla hirundo*. Beiderseits noch eine Strecke der dermalen Radien *F*. *B*, *B'* wie vorhin. *b* medianer Fortsatz.

Wenn wir die bei jenem Vorgange sich darstellende Rückbildung in Analogie mit der Brustflosse von der Ausbildung des dermalen Skelets ableiten (vergl. S. 512) und darin wiederum für beiderlei Gliedmaßen dieselben Gesetze walten sehen, so besteht doch der Unterschied, dass an der Bauchflosse im Allgemeinen die Reduction eine tiefergreifende ist und dass von dem primären Skelet ganz andere Theile conservirt bleiben als an der Brustflosse. Dieses steht im Einklang mit dem geringeren functionellen Werth, welchen sie nach Verlust des Mixipterygiums bei Ganoiden und Teleostei besitzt, welcher endlich auch durch den in mehreren Gruppen der letzteren bestehenden gänzlichen Verlust der Bauchflosse bezeugt wird (Apodes).

Bei den Ganoiden wie bei den Selachiern in im Allgemeinen constanter Lage, ist die Bauchflosse zwar auch bei Teleostei, vorzüglich bei Physostomen, noch in ähnlichen Verhältnissen, zeigt aber bei vielen eine Lageveränderung, indem sie mehr oder minder dem Brustgürtel genähert oder ihm sogar unmittelbar angeschlossen wird (Pisces abdominales, thoracici, jugulares). Das in Fig. 371 dargestellte Becken grenzt nach vorn unmittelbar an das Cleithrum. Zum Theil steht diese Lageveränderung mit dem Vorwärtsrücken des Afters in Zusammenhang, welche selbst wieder die Folge zahlreicher, die Organisation des Rumpfes betreffender Umgestaltungen ist. Aus dem Anschlusse an die Brustflosse entspringen mancherlei Anpassungen des Organs, von denen wir nur die schild- oder saugnapfartigen Bildungen der Discoboli und der Gobioiden nennen wollen.

Gegentheilige Auffassungen des Bauchflossenskelets sind bei WIEDERSHEIM (Gliedmaßenskelet und Grundriss. 3. Aufl.) zu finden.

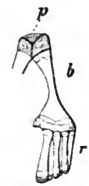
Außer diesen Schriften s. GEGENBAUR, Das Skelet der Gliedmaßen im Allgemeinen und der Hintergliedmaße der Selachier im Besonderen. Jen. Zeitschr. Bd. V. J. K. THACHER, Ventral Fins of Ganoids. Transact. of the Connecticut Acad. Vol. IV. 1878. M. VON DAVIDOFF, Beiträge z. vergl. Anat. der hint. Gliedmaße der Fische. I. Morph. Jahrb. Bd. V. II. Ibidem. Bd. VI. E. VON RAUTENFELD, Morphol. Untersuch. über das Skelet der hinteren Gliedmaßen der Ganoiden und Teleostier. Diss. Dorpat 1882.

Über die Umgestaltung der Bauchflosse s. RATHKE von Cyclopterus in MECKEL's Deutschem Archiv. Bd. VIII. M. STUCKENS von Liparis in Bull. Acad. royale de Belgique. 3me Sér. T. VIII.

§ 161.

Außerhalb der von Elasmobranchiern zu Ganoiden und Teleostei führenden Reihe liegen die Befunde der *Crossopterygier* und *Dipnoer*. Sie können an die abgehandelten keinen directen Anschluss finden, da dort die Veränderungen von einem Copulationsapparat ausgingen, den die Selachier besaßen. Weder für Crossopterygier noch für Dipnoer ergiebt sich etwas Ähnliches. Bezüglich der zuerst genannten sind auch die ältesten fossilen Formen ohne Andeutung jenes Apparates. Die Bauchflosse selbst zeigt bald Conformität mit der Brustflosse, bald verschiedene Stadien der Reduction; die erstere ist uns am wichtigsten, da sie auch eine Gleichheit des Skelets voraussetzen lässt. Daraus ergiebt sich, dass das, was lebende Crossopterygier vom Skelet der Bauchflosse besitzen, wohl mit dem Skelet der Brustflosse derselben Form, aber nicht mit dem Bauchflossenskelet anderer Fische zu vergleichen ist. Wir treffen bei Polypterus (Fig. 372) ein an das Beckenrudiment (p) gefügtes Basale (b), welches einige (4) Radien trägt.

Fig. 372.

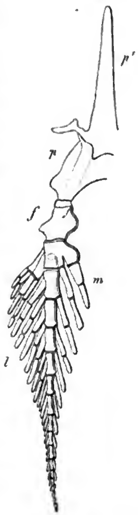


Beckenrudiment *p* und Bauchflossenskelet von Polypterus. *b* Basale. *r* Radien. (Nach v. DAVIDOFF.)

Sie zeigen wie das Basale ein ossificirtes Mittelstück und knorpelige Enden. Es ist nicht schwer darin einen Zusammenhang mit Knochenganoiden oder Teleostei zu ersehen. Basale hier, Basale dort, ebenso die Radien. Die Anfügung an ein

Beckenrudiment wäre das einzige Neue. Und doch kann ich dieser Vergleichung nicht beistimmen, denn es müssen die Bauchflossentheile vielmehr auf die betreffende Brustflosse beziehbar sein. *Das Basale von Polypterus ist aber nicht homolog jenem der Knochenganoiden und Teleostei*, denn wir können nicht in Radienconcrescenzen seinen Ursprung sehen, wie bei Stören, von welchen wir die anderen Befunde ableiteten. In der Brustflosse von Polypterus können drei Stücke als Concurrenten betrachtet werden, es ist aber, da auch in dem Brustflossenskelet kein primitiver Zustand besteht (S. 516), nicht möglich, das fragliche Stück (*b*) zu bestimmen. So ist denn jene frappante Übereinstimmung durch convergente Entwickelung erfolgt. Jenes Basale von Polypterus entspricht wahrscheinlich dem mittleren Stücke der Brustflosse, welches dann wohl noch nicht durch Radien von der Beckenverbindung abgedrängt war. Dies Alles müssen wir aber als offene Fragen betrachten, und als sicher kann nur der rudimentäre Zustand gelten, der bei anderen recenten Crossopterygiern sogar zu völligem Verluste der Bauchflosse geführt hat (Calamoichthys).

Fig. 373.



Bauchflossenskelet mit Bauchflosse von Ceratodus. *p*, *p'* Becken. *f* Femur. *m* mediale, *l* laterale Radien. (Nach v. DAVIDOFF.)

Obwohl in dem Verhalten der Bauchflosse der Dipnoer eine Summe von primitiven Zuständen liegt, bringen wir sie doch erst hier zur Darstellung, aus denselben Gründen, welche auch bei der Brustflosse besondere Betrachtung erheischten. Mit dieser bietet das Knorpelskelet große Übereinstimmung. Ein gegliederter Stamm articulirt bei *Ceratodus* mit dem Beckenknorpel und beginnt mit einem radienlosen, aber Vorsprünge zu Muskelinsertionen darbietenden Stücke. Der folgende, ziemlich regelmäßig gegliederte Stamm verjüngt sich zum Ende und ist wieder beiderseits mit Radien besetzt, welche etwas zahlreicher an der lateralen Reihe vorkommen; die ersten, längeren sind ebenfalls gegliedert, die an der distalen Hälfte einfach. In der Gliederung des Flossenstammes wird an die Xenacanthinen erinnert. Es sind aber bei aller Ähnlichkeit mit der Brustflosse doch wieder Verschiedenheiten vorhanden, in so fern beide sich *symmetrisch* zu einander verhalten (A. SCHNEIDER). Von Interesse ist die Continuität des Basalgliedes der ersten (medialen) Radien mit dem bezüglichen Gliede des Stammes, weil daraus die Entstehung der Radien aus dem Flossenstamme, etwa als Sprossung aus demselben ersehen werden kann. Wie die Brustflosse besitzt auch die Bauchflosse einen doppelten Beleg von »Hornfäden«, welche die Fläche der Gliedmaße vergrößern. Sie bringen die letztere auch jener der Selachier näher.

Diese Übereinstimmung aller wesentlichen Verhältnisse von beiderlei Flossen von Ceratodus wiederholt sich auch bei *Protopterus*, den wir desshalb hier nicht weiter in Betracht nehmen. Wenn wir aber bei den Dipnoern an vorderer wie hinterer Gliedmaße eine typische Übereinstimmung nicht verkennen,

so wird daraus folgen, *dass beide aus einem ursprünglich gleichartigen Zustande hervorgingen, dass somit auch die hintere Gliedmaße in ihren ersten Anfängen denselben Bildungsgang hatte wie die vordere.* Dieses führt aber zu einem biserialen Archipterygium, dessen Vorkommen auch an der Hintergliedmaße hiermit bestätigt ist. Von diesem Archipterygium ist aber ein proximales Stück des Stammes zur selbständigeren Ausbildung gelangt und lässt den übrigen, nur durch die erlangte Beweglichkeit zu ihm selbständiger sich verhaltenden größten Theil der Flosse wieder wie an der Vorderextremität als *Chiropterygium* erscheinen. Wie dort der erste Abschnitt einem Humerus zu vergleichen war, so ist er hier einem *Femur* vergleichbar, während im Chiropterygium das Skelet der übrigen Hintergliedmaße repräsentirt wird. Dieses Skelet befindet sich aber noch nicht in jenem an die höheren Einrichtungen directen Anschluss bietenden Zustande. Aber es ist durch die Sonderung eines Femur auch nicht mehr der indifferenteste Zustand vorhanden, sondern ein solcher, der wenigstens in einem Punkte mit höheren Formen Verknüpfung besitzt. Im Übrigen besteht ein Abstand und wir können die Verbindung mit jenem nur von einem noch weiter zurückliegenden Zustande aus annehmen, von welchem einerseits die Dipnoer sich abzweigten, während andererseits höhere Organisationen daraus hervorgingen. Aber auch für die ersten Zustände des Skelets der Bauchflosse ist das Verhalten der Dipnoer von großer Bedeutung, denn man wird nicht umhin können, auch für die Elasmobranchier eine nach dem gleichen Typus gebaute Bauchflossenbildung anzunehmen und das Fehlen der medialen Radien als einen secundären Verlust zu betrachten, wie wir ihn oben erklärten.

Bei aller Übereinstimmung des Typischen in der Structur von beiderlei Flossenskeleten von Ceratodus zeigt jenes der Bauchflosse sowohl im Stamme als in den Radien einen niederer stehenden Befund, der wohl mit dem verschiedenen functionellen Werthe in Connex steht. Die Stammgliederung ist gleichartiger an der Bauchflosse und die Radien sind minder zahlreich, bieten auch weniger Theilungen und lassen so erkennen, dass an die Organentfaltung mindere Ansprüche von der Function gestellt sind. Vergl. Fig. 329 mit Fig. 373, welche beide von Objecten eines und desselben Exemplares entstammen.

Günther, Ceratodus (op. cit.). M. v. Davidoff, Beitr. z. vergl. Anat. d. hinteren Gliedmaße der Fische. III. Morph. Jahrb. Bd. IX. Howes, On the Skeleton and Affinities of the Paired Fins of Ceratodus. Proc. Zool. Soc. 1887.

b. Fußskelet (hintere Extremität).

§ 162.

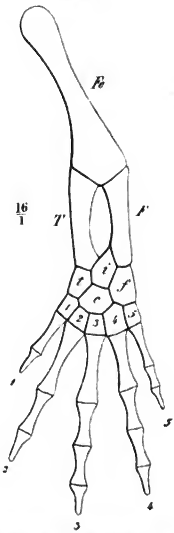
Von den *Amphibien* an findet der die hintere Gliedmaße zu einer besonderen, von der vorderen verschiedenen Differenzirung führende Weg keine weitere Fortsetzung und wir sehen von nun an die Gleichartigkeit mit der vorderen wieder in ihrer vollen Bedeutung bestehen. Darin findet die Auffassung eine neue Stütze, welcher zufolge diese Gleichartigkeit etwas Ursprüngliches ist, wie sie denn mit Dipnoern und den alten Formen der Crossopterygier getheilt wird und gewiss

auch den Vorfahren der Selachier zukam, bevor das Mixipterygium erworben wurde.

An diese Erhaltung der Hintergliedmaße ist auch die nunmehr beginnende Locomotion auf dem festen Lande geknüpft und die Sonderung, welche beiderlei Gliedmaßen nunmehr eingehen (vergl. S. 522) und die auch an der Hintergliedmaße die gleichen großen Abschnitte wie an der vorderen entstehen ließ.

Darauf sei aber auch hier wieder hingewiesen, dass bei den *Urodelen* die Unterschenkelknochen im Kniegelenk mit dem Femur beweglicher verbunden sind als distal mit dem Tarsus, wie auch dessen Bestandtheile selbst wieder nur geringe Beweglichkeit unter einander besitzen. Unterschenkel und Fuß wiederholen daher die functionelle Einheit, welche auch in Vorderarm und Hand bestand, und repräsentiren gleichfalls ein »Chiropterygium«. Gegen die Hand bietet aber der Fuß eine Vollzähligkeit der Endstücke, der Zehen, welche schon von den Stegocephalen an auf 5 sich erhalten. Auch der Tarsus zeigt bei Urodelen gleichfalls den typischen Befund, indem zu den drei proximalen Stücken, Tibiale, Intermedium und Fibulare, ein manchmal noch doppelt vorhandenes Centrale und fünf distale Tarsalia kommen, welche den fünf Zehen entsprechen. Von diesem Verhalten bilden sich manche Abweichungen, größtentheils durch Concrescenzen einiger Stücke, am regelmäßigsten der beiden Centralia oder auch des 4. und 5. distalen Tarsale. Getrennt bleiben die Centralia bei Cryptobranchus, auch bei manchen anderen werden sie so getroffen, und auch sonst sind vielerlei Variationen zu beobachten, welche von den beim Carpus angeführten Gesichtspunkten aus zu beurtheilen sind.

Fig. 574.

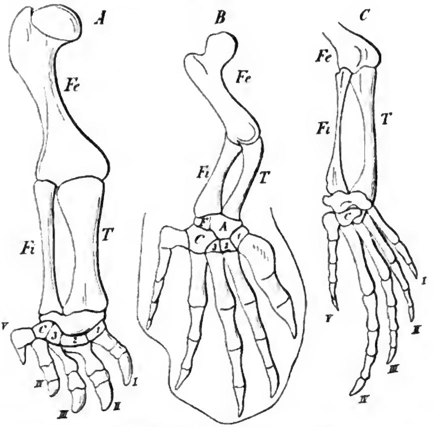


Skelet der hinteren Extremität einer Larve von Salamandra maculosa. (Schema.) Bezeichnung nach S. 521.

Diese Verhältnisse erfahren bei den *Anuren* bedeutende Umgestaltungen im Zusammenhange mit der auch am Becken kund werdenden Erwerbung des Sprungvermögens. An das verlängerte Femur schließt sich ein einziger aus Verschmelzung von Tibia und Fibula entstandener Knochen, welcher den Tarsus trägt. An diesem ist der proximale Abschnitt in zwei längere, an den Enden in der Regel verschmolzene Knochen umgebildet, meist als Astragalus und Calcaneus bezeichnet. Der erstere dürfte aus einer Concrescenz des Tibiale und Intermedium hervorgegangen sein, da wir eine solche bei Reptilien verbreitet finden, doch ist auch der Zutritt des Intermedium zum Fibulare möglich, nachdem er bereits bei Urodelen

wahrzunehmen ist. Distal schließt sich nach dem tibialen Fußrande zu eine Anzahl kleiner, zum Theil knorpelig bleibender Stücke an, meist deren drei, an deren äußerstem Rande noch ein oder einige Skeletstücke folgen, welche wohl dem freien Fußrande zufallen und als 6. Zehe, als »*Praehallux*« gedeutet worden sind (Born). Die noch im Tarsus befindlichen Stücke entsprechen distalen Tarsalien. Solche fehlen für das 4. und 5. Metatarsale regelmäßig und letztere articuliren direct mit dem Calcaneus. Ob hier Tarsalia ganz untergegangen sind oder ob Verschiebungen nach dem medialen Fußrande zu stattfanden, deren Product jene, bei manchen

Fig. 375.



Hintergliedmaße von *A* Testudo, *B* Chelonia, *C* Hydrosaurus gigas. *C* Cuboid. Übrige Bezeichnungen wie Fig. 374.

eine Gliederung in mehrere Stücke besitzende überzählige Zehe ist, ist nicht sichergestellt. An der Gesammtheit des Fußes bildet die intertarsale Articulation eine mit der mächtigen Entfaltung der beiden proximalen Skelettheile des Tarsus harmonirende Einrichtung, durch welche die bei Urodelen waltende Einheitlichkeit des Tarsus aufgelöst ist.

Die Frage von der überzähligen oder 6. Zehe der Anuren wird von Manchen als eine bereits gelöste betrachtet, was sie so lange nicht ist, als uns nur pentadactyle Zustände bei den tetrapoden Wirbelthieren bekannt sind. Die Ähnlichkeit, welche jene zuweilen aus 3—4 »Phalangen« zusammengesetzte »Zehe« mit dem Rudimente des 1. Fingers der Anurenhand aufweist, ist in der That manchmal bedeutend (Xenopus laevis, Xenophaga monticula, Howes), allein es muss doch für die Vergleichung Grundsatz bleiben, dass die Homonomie nicht aus der bloßen Ähnlichkeit

der Theile entschieden wird. Es kommt außer Anderem auch die Lage in Betracht, und diese zeigt sich an einem Orte, an welchem keine Zehe vorzukommen pflegt. Die Zusammensetzung jenes Gebildes ist selbst außerordentlich mannigfach, was nicht gegen jene Deutung sprechen würde. Das terminale Stück ist bald zugleich das einzige, bald ist es das zweite, dritte oder vierte, an Umfang und Form außerordentlich variabel. Da es einer besonderen Höckerbildung am Fuße zu Grunde liegt, besitzt jene »Zehe« deutliche functionelle Beziehungen und ist nicht so einfach als »Rudiment« zu behandeln. Die Erwägung, dass jene Höckerbildung ins Bereich jener Umgestaltungen gehört, welche an der gesammten Hintergliedmaße vorkommen und am Tarsus so umfänglich auftreten, muss jedenfalls zur Vorsicht in der Beurtheilung ermahnen. Denn es handelt sich in dem Abschnitte, welchem jenes Gebilde angefügt ist, nicht mehr um die typischen Tarsuseinrichtungen, sondern um bedeutende Veränderungen, als deren Producte auch jene manchmal nach Art von Phalangen gereihten Skeletgebilde am medialen Tarsusrande sich darstellen könnten.

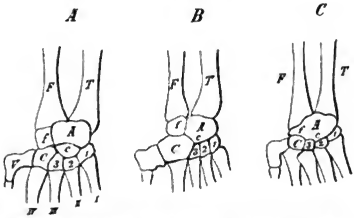
Unter den Reptilien erhält sich das gesammte Skelet der Hintergliedmaße bei den fossilen *Ichthyopterygiern* und *Sauropterygiern* in dem schon bei der Vordergliedmaße dargestellten Befunde und bezeugt in dieser Übereinstimmung die Homonomie der Extremitäten. Bei der Mehrzahl der übrigen tritt eine reiche Differenzirung auf und lässt die hintere Gliedmaße nicht nur von der vorderen verschieden sich gestalten, sondern auch in der ersteren wieder sehr mannigfaltige Einrichtungen entstehen.

Während dem Femur außer dem Beginn einer Apophyse (Fig. 375 *A, B*) lateral vom Gelenkkopfe keine bedeutendere Veränderung zu Theil wird, treten die bei Urodelen ziemlich gleichartigen Knochen des Unterschenkels unter einander in Wettbewerb für die Stützfunction. Die Tibia erhält schon bei den *Schildkröten* (Testudo, Fig. 375 *A*) das Übergewicht über die Fibula, welche zuerst proximal schmächtiger wird. Auch bei *Sphenodon*, den *Lacertiliern* und den *Crocodilen* ist die Tibia mächtiger. Aber in dieser Differenz herrscht, besonders in den erstgenannten Abtheilungen, nicht überall das gleiche Maß.

Die größte Veränderung hat der *Tarsus* erfahren. An diesem besteht, wie ich gezeigt habe, die Tendenz einer *Verschmelzung der proximalen Bestandtheile*, und diese gelangt schon bei den *Schildkröten* zum Ziele (Fig. 375 *A*). Das Intermedium hat am ersten seine Selbständigkeit eingebüßt. In seinem Bereich ist das Tibiale ausgedehnt (Chelydra), welches jetzt einen Astragalus bildet. Diesem ist auch das Centrale bereits angeschlossen und lateral das noch discrete Fibulare. Dann geht das Centrale vollständig im Astragalus auf (Chelonia, *B*) und endlich erscheint auch kein Fibulare mehr discret (Emys) und die Unterschenkelknochen fügen sich einem einzigen größeren Tarsalstücke an, dem Producte jener Concrescenzen (vergl. Fig. 376). Während dieser proximale Tarsusknochen mit Tibia und Fibula in straffer Verbindung steht, bietet er mit seiner durch die Aufnahme des Centrale gebildeten distalen Wölbung einen beweglicheren Anschluss an die distalen Tarsalia. Von diesen bestehen aber nur vier, wobei die drei ersten die bezüglichen Metatarsalia tragen, indess das vierte die beiden letzten jener Knochen angelenkt hat. Ich betrachtete diesen ein *Cuboid* darstellenden Knochen als das Product der Concrescenz eines 4. und 5. Tarsale, wie sich das auch erwiesen hat.

Etwas verschieden gestaltet sich das Fußskelet der *Crocodile*. Tibia und Fibula articuliren hier mit zwei Knochen, davon das fibulare Stück *als Calcaneus die größte Beweglichkeit besitzt*. Der der Tibia verbundene größere Knochen ist dem schon bei Schildkröten verschmolzenen Tibiale, Intermedium und Centrale gleich zu setzen. Ihm articulirt ein Knorpelstück, das sich enger mit dem Metatarsus verbindet, während mit dem Fibulare ein Cuboides articulirt. Durch die Selbständigkeit des Fibulare wird eine erst bei den Säugethieren wieder auftretende Eigenthümlichkeit dargestellt, die den Crocodilfuß von jenem anderer lebender Reptilien unterscheidet, mit welchem er in den übrigen Verhältnissen übereinstimmt. Auch bei den *Lacertiliern* besteht ein solches Verhältnis, und der aus der Verschmelzung von vier primären Elementen hervorgegangene Tarsalknochen zeigt in seinem Knorpelzustande keine Andeutung seiner einzelnen Bestandtheile mehr, wohl aber noch in der selbständigen Ossification des fibularen Bestandtheiles, der sich dadurch längere Zeit ein Zeugnis seiner Selbständigkeit bewahrt, wie er auch bei den Schildkröten der zuletzt in den großen Tarsalknochen aufgenommene Bestandtheil war (Fig. 376). Indem sich so der proximale Tarsalabschnitt wenigstens functionell mit dem Unterschenkel verbindet, geht der distale Abschnitt des Tarsus Verbindungen mit dem Metatarsus ein, so dass die Zahl seiner Stücke sich dadurch verringert. Allgemein bleibt das Cuboid (*c*) bestehen, während das 3. Tarsale dem entsprechenden Metatarsale sich anschließt und das zweite mehr oder minder wie eine Epiphyse desselben erscheint, von der am ersten nur selten noch eine Andeutung vorkommt. Auch durch Ligamente können die ersten Tarsalia vertreten sein. Wie die Lacertilier verhält sich auch Sphenodon. Bei manchen anderen Modificationen, wie sie z. B. bei Chamaeleo vorkommen, ist die Concrescenz der proximalen und die Reduction an den ersten distalen Tarsalien eine allgemeine Erscheinung.

Fig. 376.



Tarsus von Schildkröten: *A* Chelydra. *B* Chelonia, *C* Emys. Bezeichnungen wie Fig. 375.

Mit dem functionellen Anschlusse des proximalen Tarsus an den Unterschenkel und der wenn auch nur theilweise sich vollziehenden Verbindung distaler Tarsalia mit dem Metatarsus kommt eine intertarsale Articulation des Fußes in verschiedener Weise zur Ausprägung, und der Tarsus wird im Ganzen in zwei Abschnitte zerlegt.

Bezüglich der Zehen ergiebt sich eine Reduction der fünften bei Crocodilen, indem nur ein Metatarsalrest erhalten bleibt. Dieses Metatarsale bietet auch bei Schildkröten und Lacertiliern durch seine laterale Anfügung am Cuboid ein

eigenthümliches Verhalten, doch ergeben sich manche Vermittelungszustände zum Anschlusse an die Reihe der anderen.

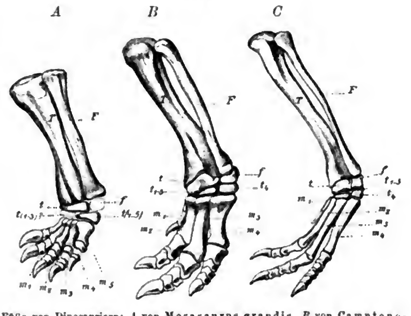
Reductionen der Hintergliedmaße kommen bei *Lacertiliern* unter den *Scincoiden* vor. Sie beginnen an den Zehen, die in der Zahl beschränkt (Seps) oder auch ganz reducirt sein können und setzen sich in den einzelnen Gattungen bis zum Femur fort, mit dessen Verluste endlich nur noch die Beckenreste erhalten bleiben. Bei den *Amphisbaenen* ist die ganze Extremität verschwunden und ebenso bei der Mehrzahl der *Ophidier*, von denen ein Theil noch ein Rudiment eines Femur und ein kleineres der Tibia trägt. Auf dieser letzteren hat eine Krallenbildung Platz genommen (Peropoden).

Über die Literatur siehe die für die Vordergliedmaße aufgeführten, zum Theil auch die Hintergliedmaße betreffenden Schriften. Dazu noch: G. BORN, Die sechste Zehe der Anuren. Morph. Jahrb. Bd. I. G. BAUR, Der älteste Tarsus. Zoolog. Anz. 1886, Nr. 216. D'ARCY W. THOMPSON, On the hind-limb of Ichthyosaurus and on the morphology of vertebrate appendages. Rep. Brit. Ass. Adv. Sc. 1885 und Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XX.

§ 163.

Bei einem Theile der *Reptilien* kommt der Endabschnitt der Hintergliedmaße, der Fuß, nicht mehr in seiner Gesammtheit in Berührung mit dem Boden, wie es bei Lacertiliern, Crocodilen und Schildkröten der Fall war. Es sind dann die Zehen, auf welche der Körper sich stützt, und der Metatarsus erhält dabei eine andere functionelle Bedeutung, indem er, dem Boden entzogen, in die Rolle der proximalen Skelettheile der Gliedmaße tritt. Eine solche Veränderung ergiebt sich innerhalb der umfassenden Abtheilung der Dinosaurier, von denen manche größere Gruppen, wie die Sauropoden, und auch manche andere kleinere Gruppen noch plantigrad sind. Tibia und Fibula zeigen allgemein sich im Volum different und bei nicht wenigen ist die letztere ein schlankes Knochenstück geworden. Aber es erscheint an diesen Knochen eine vorzüglich die Tibia betreffende Verlängerung, wie denn die gesammte Hinterextremität in dieser Dimension überwiegt und schließlich die Stützfunction der

Fig. 377.

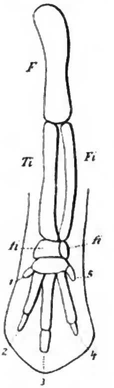


Füße von Dinosauriern: *A* von **Mosasaurus grandis**, *B* von **Camptonotus dispar**, *C* von **Laosaurus altus**, sämmtlich nach O. MARSH. Bezeichnung von G. BAUR. *T* Tibia. *F* Fibula. *t* Tibiale. *f* Fibulare. t_{1-5} Tarsale 1—5. m_1—m_5 Metatarsale 1—5.

vorderen abnimmt, um allein als Stütze und Locomotionsorgan des Körpers zu dienen (Orthopoden). Die am Tarsus sich ergebenden Veränderungen liegen in der schon bei den anderen Reptilien kund gewordenen Richtung. Zwei proximale Stücke finden allmählich Anschluss an die Unterschenkelknochen, derart, dass jedes einem jener Knochen entspricht und schließlich, wie aus der Gestaltung hervorgeht, mit jenen sich unbeweglich verbindet, während distal die bei Lacertiliern und Crocodilen sich noch erhaltenden Theile, ein Cuboid und ein an es grenzendes Tarsale, welches vielleicht aus mehreren derselben hervorging, bestehen. Diese zweite Reihe kann sogar mit drei Stücken ebenso vielen Metatarsalien sich vereinigen (Compsognathus), so dass der bei Lacertiliern vorhandene Process hier noch vollständiger zur Ausführung gelangt.

Mit der Ausbildung des digitigraden Zustandes kommt es bei manchen zu einer Reduction der äußeren und der inneren Zehe, die auch ganz verloren gehen können. Die drei mittleren Zehen übernehmen dann allein die Stützfunction. Der Metatarsus tritt functionell in die gleiche Bedeutung mit den proximalen Abschnitten der Gliedmaße, indem er nur die Verbindung der Zehen mit dem Unterschenkel vermittelt und der Werth des einzelnen Metatarsusstückes in jenem der Gesammtheit aufgeht.

Fig. 378.



Skeletanlage der linken Hintergliedmaße von Apteryx. *F* Femur. *Ti* Tibia. *Fi* Fibula. *ti* Tibiale. *fi* Fibulare. *1—5* Zehen. (Nach T. J. Parker.)

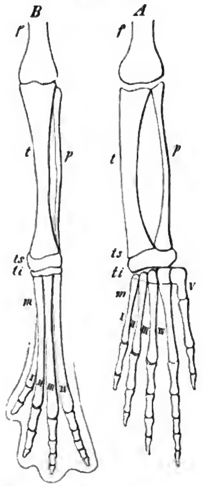
Vom 5. Metatarsale erhält sich bei manchen ein Rudiment, während das erste, wenn auch rudimentär, eine ähnlich beschaffene Zehe trägt (Camptonotus, Laosaurus, Marsh) (Fig. 377). Diese kommt aber nicht mehr in Berührung mit dem Boden. Indem der dem Boden entzogene Metatarsus eine functionelle Einheit bildet, kommt ein inniger Zusammenschluss der drei mittleren Metatarsalia zu Stande, der sogar schon unter den Theropoden zu einer Verschmelzung führen kann (Ceratosaurus).

Aus diesen in verschiedenen Abtheilungen der Dinosaurier auftretenden Veränderungen ergiebt sich nicht nur eine Fortsetzung der bei den anderen Reptilien bereits aufgetretenen Befunde, von denen die *Entstehung eines Intertarsalgelenkes* die fundamentalste Erscheinung ist. Dadurch wird der Tarsus physiologisch in zwei Abschnitte zerlegt, davon der proximale dem Unterschenkel, der distale dem Metatarsus sich anschließt. Dem functionellen Anschlusse folgt die morphologische Concrescenz. Mit der *Digitigradie* tritt für den Metatarsus eine Änderung hervor. Die ohnehin kürzeren Randzehen werden außer Function gesetzt und die drei mittleren erlangen an ihren Metatarsalien die Hauptleistung einer einheitlichen Stütze, woraus für diese wieder die Ursache einer Concrescenz entspringt.

Diese verschiedenen Zustände werden von den Vögeln ontogenetisch durchlaufen, wie ich schon vor langer Zeit dargelegt habe, und darin zeigt sich von

Neuem der enge Anschluss an Reptilien. Ein Blick auf die Anlage des gesammten Skelets der Hintergliedmaße, wie sie in Fig. 378 von einem Ratiten gegeben ist, zeigt nicht nur die Vollständigkeit des Fußes, wenigstens im metatarsalen Theile, sondern im Tarsus auch den Reptiliencharakter. Solches ergeben, wenn auch mit manchen unwichtigen Abweichungen, auch embryonale Befunde anderer Vögel. Tibia und Fibula sind anfänglich ziemlich gleichen Umfanges (Fig. 378), aber die Fibula kommt distal in Reduction (Fig. 379 *B*) und verliert, nur proximal erhalten, ihre Bedeutung, wie auch durch ihre partielle Concrescenz mit der Tibia sich ausspricht. Am Tarsus bildet der proximale Abschnitt ein größeres tibiales und ein kleineres fibulares Stück, die mit dem Rückzug der Fibula mit einander verschmelzen und nur mit der Ossification nachmals die Trennung andeuten. Vom tibialen Stücke setzt sich ein aufsteigender Fortsatz an die Vorderfläche der Tibia fort (HUXLEY). Der distale Tarsusabschnitt erscheint im Knorpelzustande einheitlich und ossificirend *verschmilzt er mit dem Metatarsus wie der proximale Abschnitt mit der Tibia verschmilzt.* An dem Fuße kommen fünf Zehen zur Anlage, die fünfte nur mit einem metatarsalen Rudimente (welches in Fig. 379 *B* nicht angegeben ist), die erste auch noch mit Phalangen. Die drei mittleren bilden, sich metatarsal allmählich verlängernd, den Haupttheil des Fußes, den sogenannten »Laufknochen«, indem sie mit der Verknöcherung unter einander verschmelzen und nur distal durch die getrennt bleibenden, die Zehen tragenden Gelenkenden ihre Genese bekunden. In manchen Fällen wird die Concrescenz minder vollständig (Aptenodytes) und immer nehmen die drei Metatarsalia keine ganz parallele Lage zu einander ein, indem das mittlere proximal hinten, distal vorn zwischen den beiden es begleitenden Stücken hervortritt. Die erste Zehe liegt meist am distalen Metatarsusabschnitte mit einem kurzen Metatarsale an. Sie kann auch verschwinden, und dieser Verlust der Zehen kann sogar noch weiter gehen, so dass nur zwei bestehen bleiben (Struthio).

Fig. 379.



Fußskelet eines Reptils (Eidechse) (*A*) und Vogels (*B*), letzteres im embryonalen Zustande dargestellt. *f* Femur. *t* Tibia. *p* Fibula. *ts* oberes, *ti* unteres Tarsusstück. *m* Mittelfuß. *I*—*V* Metatarsalstücke der Zehen.

Auch im Verhalten der Phalangen der Zehen ergiebt sich bei den Sauropsiden eine Übereinstimmung, indem im Allgemeinen eine Zunahme von der zwei Phalangen besitzenden Innenzehe bis zu der vierten Zehe mit fünf Phalangen besteht. Eidechsen, Crocodile, Dinosaurier und Vögel folgen diesem Verhalten, von welchem nur kleinere Abtheilungen Abweichungen bieten (vergl. Fig. 379 *A*, *B*).

Bei aller Mannigfaltigkeit im Einzelnen ergiebt sich somit für die *Sauropsiden*, schon von den Lacertiliern und Schildkröten an, eine Gemeinsamkeit des Skeletbaues der Hintergliedmaße, an welcher der Tarsus die bedeutsamste Rolle spielt, wie es zuerst durch mich zum Nachweise gelangte. Schon bei den Eidechsen ist jene Sonderung ausgesprochen, welche den Tarsus zerlegt, so dass wir hier wie auch in manchen anderen Punkten bereits den Beginn des Weges finden, der zum Fuße des Vogels leitet (vergl. Fig. 379 *A*, *B*).

Wenn wir die Organisation des Dinosaurierfußes als eine Vorstufe für jene des Vogelfußes betrachteten, so ist damit nur die Richtung bezeichnet, in welcher die Umgestaltung der Theile ihren Weg nimmt. Es sind Versuche, so kann man sagen, zu jenem neuen Zustande, die eben durch die Mannigfaltigkeit bezeugen, dass in ihnen doch nur divergente Bildungen bestehen. Jede ermangelt irgend einer Einrichtung, die für die Annahme einer directen Fortsetzung die nothwendige Voraussetzung bildet. Und wo eine solche erfüllt zu sein scheint, erwachsen aus dem übrigen Skeletbaue zahlreiche Bedenken. Es ist daher jedenfalls unter den bis jetzt hinsichtlich ihrer Gliedmaßen bekannten Dinosauriern nicht eine Stammform der Vögel zu erkennen, und es hat Berechtigung, die hinsichtlich der Hinterextremität manche verwandte Zustände besitzenden *Pterosaurier* dem Bereiche jener Reptilienformen zuzuzählen, aus denen die Vögel entstanden sind (SEELEY).

Die aus plantigraden Zuständen entstandene Digitigradie findet unter den Sauropsiden eine Wegstrecke schon dadurch zurückgelegt, dass vollständig plantigrade Verhältnisse schon bei Schildkröten und Eidechsen nicht mehr existiren. Durch die Verbindung des proximalen Tarsusstückes mit dem Unterschenkel kommt dieser Abschnitt des Fußes nicht mehr mit dem Boden in Berührung; er ist aus dem Bereiche der Planta getreten, welche demzufolge um ebenso viel gemindert ist. Daher ist auch die Plantigradie der Reptilien anderer Art, als sie bei den Säugethieren sich vorfindet.

Nachdem wir bei Schildkröten die successive Entstehung des proximalen Tarsusstückes auch mit Aufnahme des Centrale verlaufen sehen und ein *zweites Centrale* weder bei lebenden Reptilien noch bei Dinosauriern beobachtet ward, ist das Vorkommen eines von PARKER als solches bei Apteryx beschriebenen auffallend. Da es mehr im Bandapparate des Intertarsalgelenkes seine Lage hat und ossificirend den distalen Theilen sich anschließt, scheint mir jene Deutung sehr fraglich.

Von Einzelheiten sei eines zuweilen sehr mächtigen Fortsatzes der Tibia erwähnt, durch welchen die sonst vorhandene Patella ersetzt wird (Colymbiden). Ein sehr großes Knochenstück ist diese bei den Pinguinen.

Die erste Zehe ist gewöhnlich nach hinten gerichtet. Vorwärts gestellt ist sie bei Cypselus, bei welchem, wie auch bei Caprimulgus, eine Minderung der Phalangenzahl besteht. Bei Klettervögeln und Papageien ist mit der ersten auch die vierte Zehe nach hinten gewendet. Auf drei ist die Zehenzahl bei manchen Ratiten beschränkt (Casuarius, Rhea), auch bei manchen Carinaten, Otis und mehreren anderen.

Außer den oben citirten Schriften von FÜRBRINGER, MORSE, A. ROSENBERG und mir s. A. CARLSSON, Untersuch. über Gliedmaßenreste bei Schlangen. Bihang til K. Svenska Vet. Acad. Handl. Bd. XI. KESSLER, Osteologie der Vogelfüße. Bull. Soc. imp. Nat. Moscou. 1841. C. GEGENBAUR, Vergleichend-anat. Bemerkungen über das Fußskelet der Vögel. Arch. f. Anat. u. Phys. 1863. G. BAUR, Der Tarsus der Vögel und Dinosaurier. Morph. Jahrb. Bd. VIII.

§ 164.

Das Skelet der Hinterextremität der **Säugethiere** lässt seine Anschlüsse weniger an die Sauropsiden als an die Amphibien erkennen, da in ihm die dort vorhandenen Bestandtheile des Tarsus vollständiger erhalten sind. Auch im Übrigen prägen sich mancherlei Einrichtungen anders als bei den Reptilien und Vögeln aus und liefern für die ganze Classe gemeinsame Charaktere. Aber jene Beziehung zu Amphibien ist doch nur eine ferne, und gegen jene treffen wir alle Theile auf hoher Stufe der Ausbildung. Am *Femur* bilden zwei jenseits des Halses für den Gelenkkopf entstandene Apophysen die *Trochanteren*, von denen der größere lateral, der kleinere medial und nach hinten sieht. Manche Abtheilungen zeichnet noch ein *dritter Trochanter* aus (perissodactyle Hufthiere, Subungulata unter den Nagern und einige Edentaten) (Fig. 381 *C*, tr^3), während andere nur Andeutungen besitzen. Bezüglich der größeren Präcision des Reliefs in Vergleichung mit niederen Wirbelthieren gilt das oben (S. 536) vom Humerus Bemerkte. Distal erscheinen immer die beiden Wölbungen der Condylen. Von den Unterschenkelknochen ist die *Tibia* stets der mächtigere und die ihr nur mit ihren Enden angeschlossene *Fibula* ist in der Regel vom Kniegelenk ausgeschlossen und bei den Monotremen mit einem proximal sich erstreckenden Fortsatze versehen (Fig. 380) (Peronecranon, EISLER). Dieser besteht auch unter den Beutelthieren mit selbständiger Ossification, bei manchen (Phascolomys) noch von sehr bedeutendem Umfange (vergl. Fig. 381 *A*, *f*). Wenn sie durch diesen Theil eine besondere Bedeutung empfängt, so kommt bei den übrigen der geringere Werth vielfach theils durch streckenweise synostotische Verbindung mit der Tibia, theils durch Schwund ganzer Abschnitte zum Ausdruck. Nur bei manchen Beutelthieren (Hypsiprymnus, Choeropus) bewahrt sie größere Selbständigkeit. Am bedeutendsten ist dagegen die Reduction bei den Ungulaten, in beiden Fällen steht der Zustand mit der Function der Gliedmaße im engsten Connex. Zu den typischen Skelettheilen kommt am Kniegelenk ein neuer, aus einer Verknöcherung in der Strecksehne des Unterschenkels entstandener Knochen, die *Patella* (Fig. 381 *P*), welche, obwohl schon bei Monotremen (Fig. 380) vorhanden, bei den Beutelthieren noch in verschiedenen Stadien ihrer Ausbildung anzutreffen ist.

Fig. 380.

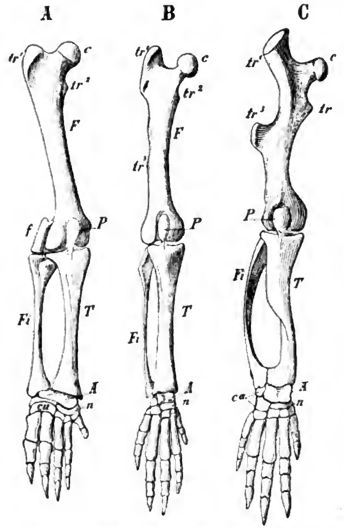


Rechter Ober- und Unterschenkelknochen von Ornithorhynchus. *f* Femur. *t* Tibia. *f'* Fibula. *p* Patella. (Nach H. FLOWER.)

Einen sehr charakteristischen Abschnitt bildet der *Tarsus*, der im Anschlusse an den Unterschenkel zwei Skeletstücke besitzt, den wohl aus Tibiale und Intermedium entstandenen Astragalus und den Calcaneus, in welchem sich das Fibulare zu erkennen giebt. An letzterem ist die bei Crocodilen angedeutete Fortsatzbildung weiter entwickelt, wenig bei den Monotremen, und auch bei manchen anderen auf tieferer Stufe stehen bleibend (Pinnipedier). Zwischen dem Astragalus und dem

Unterschenkelskelet hat sich das wichtigste Gelenk des Fußes, das *Sprunggelenk*, gebildet. An diesem nimmt die Tibia den größten Antheil, während die Fibula, da wo sie nicht vollständig rudimentär geworden, nur mit einer geringen Oberfläche in die Gelenkbildung eingeht. Selten articulirt sie auch mit dem Calcaneus. Zuweilen sind diese beiden Knochen so bedeutend verlängert, dass sie einen eigenen Abschnitt an der Gliedmaße darstellen, wie bei den Macrotarsi unter den Prosimiern. Das Centrale erhält sich selbständig, rückt aber an den inneren Fußrand vor (Naviculare). Von den fünf Knochen der distalen Reihe sind die zwei äußeren wie auch bei Reptilien durch das Cuboid vertreten, die drei inneren bleiben zumeist getrennt (Cuneiformia).

Fig. 381.



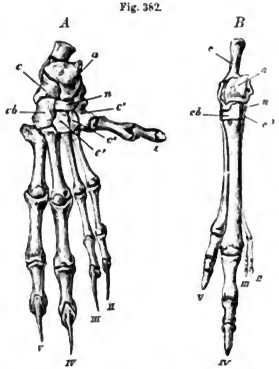
Skelet der hinteren Gliedmaße von *A* Phascolomys Wombat, *B* Coelogenys Paca, *C* Dasypus Peba. Bezeichnung wie früher.

Mit der Verminderung der Zehen tritt häufig auch an den letzteren eine Reduction ein, sie können sogar mit dem Metatarsus verschmelzen, wie z. B. bei Faulthieren. Auch das Cuboid kann mit dem Naviculare verschmelzen, wie dieses auch für das zweite und dritte Cuneiforme der Fall ist (Wiederkäuer), und in der Concrescenz anderer distaler Tarsusknochen ergeben sich vielerlei Verschiedenheiten. Bezüglich des Mittelfußes und der Zehen ergeben sich im Allgemeinen ganz ähnliche Modificationen, wie wir sie am Handskelet aus einander setzten. Während in der einen Abtheilung fünf, nur geringe Unterschiede besitzende Zehen fortbestehen, treffen wir in anderen Reihen die Reductionen in verschieden großem Maßstabe ausgeführt.

Obgleich die Leistungen der Hintergliedmaße nicht jene große Mannigfaltigkeit der vorderen besitzen, so sind sie doch innerhalb in jener Hinsicht engerer Grenzen nicht wenig variirend und gehen mit entsprechenden Veränderungen der Theile einher. Die Veränderung nimmt dabei, wie an der Vordergliedmaße von den Fingern, so von den Zehen ihren Ausgang, als den mit der Außenwelt im directesten Verkehr stehenden Theilen. Im Zustande der Indifferenz bleibt der Fuß

der *Monotremen*. Aber schon bei den *Beutelthieren* erlangt die Innenzehe eine selbständige Bedeutung, indem sie den übrigen Zehen opponirbar wird (Didelphys, Phalangista, Fig. 382 *A*). Dadurch wird der Fuß zu einem Greiforgan und erhebt sich damit functionell über die Hand dieser Thiere. Bei anderen ist die Innenzehe reducirt (Dasyurus) oder sie kommt gänzlich in Wegfall, und der mit dieser Veränderung ausschließlich als Stützorgan dienende Fuß erfährt an der zweiten und dritten Zehe, endlich auch an der fünften bedeutende Reductionen (Perameles, Macropodiden), die von einer Ausbildung der vierten begleitet sind. So übernimmt allmählich eine einzige Zehe die Function der anderen (2., 3., 5.), welche in Metatarsalien und Phalangen rudimentär jener anderen (4.) angefügt sind (Fig. 382 *B*).

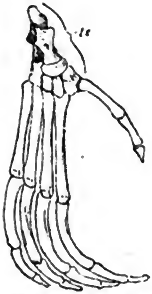
Fig. 382.



Rechtes Fußskelet: *A* von **Phalangista vulpina** 1/6, *B* von **Macropus Benetti**, 1/3. *a* Astragalus *c* Calcaneus. *n* Naviculare. *cb* Cuboid. c^1, c^2, c^3 Keilbeine. *I*, *II*, *III*, *IV*, *V* Zehen. (Nach H. FLOWER.)

Die bei Marsupialiern nur in einer kleinen Gruppe erhaltene Ausbildung der Innenzehe zur Opponirbarkeit zeigt sich bei den *Prosimiern* in allgemeiner Verbreitung und ist, wie auch ferner, an die *Plantigradie* geknüpft. Diese Bildung eines »Greiffußes« ist auch auf die danach *Quadrumanen* benannten Affen übergegangen, bei denen die Innenzehe in Vergleichung mit den Prosimiern Reductionen des Volums empfangen kann. Die Fußwurzel bildet aber in jenen beiden Abtheilungen einen gegen Mittelfuß und Zehen minder umfänglichen Abschnitt (vergl. Fig. 383), und die Anpassung der Zehen an die Lebensweise der Thiere auf Bäumen kann sogar in einer Krümmung der Phalangen zum Ausdruck kommen, wozu der Fuß des Orang als eclatantes Beispiel dient (siehe nebenstehende Figur). Mit der erst beim Menschen vollzogenen Erwerbung des aufrechten Ganges wird der Fuß seiner Eigenschaft als Greiforgan entledigt und kommt ausschließlich als Stützorgan in Function, wobei nur den dabei wichtigen Abschnitten, vor Allem dem Tarsus, ein bedeutendes Volum zu Theil wird. An der 2.—4. Zehe verfallen vorzüglich die beiden letzten Phalangen einer Volumreduction (Fig. 384 *D*). Dass aber auch diese Gestaltung aus einer den übrigen *Primaten*

Fig. 383.

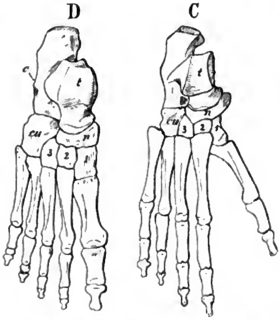


Rechtes Fußskelet des **Simia satyrus**. 1/4. *ts* Tarsus.

ähnlichen hervorging, lehrt die Ontogenese, welche in frühen Stadien die Innen- oder Großzehe des Menschen in derselben schrägen Articulation mit dem ersten Tarsale und in der gleichen abducirten Stellung wie bei niederen Primaten erwiesen hat (Fig. 384 *B, C*).

Mit der Bewahrung der exclusiven Stützfunction ist dem Fuße auch die Gleichartigkeit der Zehen gesichert und es kommt nur zu einer Reduction der Innenzehe,

Fig. 384.



Fußskelet vom Rücken gesehen: *A* von Didelphys, *B* Lemur, *C* Gorilla, *D* Homo. Bezeichnung wie früher. *t* Talus.

wenn der ursprünglich plantigrade Zustand in den digitigraden übergeht, wodurch die kürzere Innenzehe außer Function tritt. Damit wiederholen sich die an der Vordergliedmaße gegebenen Verhältnisse. Dafür bieten die *Carnivoren* Beispiele, während die *Insectivoren* nur selten zu jener Vereinfachung des Fußes gelangen. Aus den gleichen mit der Digitigradie entstandenen Causalmomenten kommt es bei den *Nagern* zu einer bedeutenden Mannigfaltigkeit, wobei die Reduction und der endliche Verlust der 1. und der 5. Zehe, zuweilen unter beträchtlicher Verlängerung der Metatarsalia (2—4) zum Ausdrucke kommt (Dipus).

Aus der Digitigradie gehen die bedeutendsten Veränderungen bei den *Ungulaten* hervor, bei denen die beiden durch die *Artiodactylen* und *Perissodactylen* repräsentirten Reihen ähnliche Zustände, wie sie von der Vordergliedmaße geschildert wurden, darbieten. Bei den einen ist dann die Ausbildung der 3. und 4. Zehe mit metatarsaler Verschmelzung der Endpunkt (Wiederkäuer), während bei den anderen die mächtig gestaltete Mittelzehe die Function der übrigen übernimmt (Einhufer). In beiden Fällen erhalten sich meist noch Reste der benachbarten Zehen, bald nur mit metatarsalen Rudimenten, bald auch mit Phalangenstücken im Anschlusse an den zur Alleinherrschaft gelangten Abschnitt.

Eine feste Norm herrscht in der Phalangenzahl der Zehen, die mit jener der

Finger der Hand bei allen Säugethieren übereinkommt, wo nicht Reductionen sich geltend gemacht haben.

Von den mannigfaltigen anderen Befunden des Skelets der Hintergliedmaße der Säugethiere seien hier noch einige erwähnt. *Reste der freien Gliedmaße* bestehen bei *Cetaceen*, in Weichtheilen geborgen, mit dem Beckenrudimente im Zusammenhang und wurden auf ein Femur bezogen, dem ein noch kleineres Stück als Tibia ansitzt (Bartenwale). Unter den *Sirenen* besitzt nur eine fossile Form ein sogar noch mit einem Gelenkkopfe versehenes Femurrudiment (Halitherium).

Von den sehr verschiedenen Rückbildungszuständen der *Fibula* ist die Auflösung in ein proximales und distales Stück bei Wiederkäuern beachtenswerth. Das erstere ist nicht allgemein vorhanden, während das distale immer sich erhält, der Tibia und dem Tarsus angelagert, einen Malleolus lateralis repräsentirend, der seine Erhaltung dem Bandapparate des Sprunggelenkes zu verdanken scheint.

Eine vollständige Erhaltung der Zehen zeichnet die *Chiropteren* aus. Der Fuß wird hier bei seinem Ausschluss von der Stützfunction für den Körper nur durch die Verwendung als Klammerorgan conservirt. Dabei kann der Calcaneus mit seinem Höcker in eine knorpelige Stütze der Flughaut sich fortsetzen. Während bei den auf dem Boden sich bewegenden Säugethieren die beiden Randzehen vielfach einer Rückbildung erliegen, kommt es bei den *Pinnipediern* zu einer beträchtlichen Ausbildung derselben. Sie stützen das aus dem Fuße entstandene Ruderwerkzeug, in welchem die Randstücke dem Widerstande zuerst begegnen.

In dem Metatarsus der typischen *Wiederkäuer* verschmelzen mit dem aus Metatarsale 3 und 4 gebildeten Hauptstücke noch die proximalen Enden von Metatarsale 2 und 5, bei den *Traguliden* auch noch das Cuneiforme 2 und 3 (Boas). Ein vollständiger Verlust der 2. und 5. Zehe, auch im metatarsalen Abschnitte, zeichnet die *Kamele* aus.

F. Sundewall, Om foten hos menniskan och de öfriga Dägg-Djuren. Stockholm 1845. J. Struthers, On the rudimentary Hind-limb of a great Fin-whale in comparison with those of the Humback Whale etc. Journal of Anat. and Physiol. Vol. XXVII. Ebenda auch die frühere Literatur. G. Baur, Bemerk. über den Astragalus und das Intermedium tarsi der Säugethiere. Morph. Jahrb. Bd. XI. Derselbe, Z. Morphol. des Tarsus der Säugethiere. Morph. Jahrb. Bd. X. J. V. Boas, Der Metatarsus der Wiederkäuer. Morph. Jahrb. Bd. XVI.

Über die Veränderungen der Einrichtung des Sprunggelenkes der Säugethiere s. G. Tornier, Die Phylogenese des terminalen Segmentes der Säugethierhintergliedmaßen. Morph. Jahrb. Bd. XVI.

Auch an der Hinterextremität hat man nach *Hyperdactylie* gesucht und sie reichlich und in mannigfacher Art nachzuweisen geglaubt. Was über diese Bestrebungen bei der Hand geäußert ward, hat auch beim Fuße seine Geltung.

Rückblick auf das Skelet der Hintergliedmaße.

§ 165.

Dieselbe structurelle Grundlage, welche aus der vorderen Gliedmaße sich darstellte, ergiebt sich auch an der hinteren, indem wir deren niedersten Zustand gleichfalls von einem *Archipterygium* ableiteten. Aber dieser tritt bei den *Elasmobranchiern* nur mit lateralem Radienbesatz auf, worin wir desshalb nur eine Modification sehen, weil bei den *Dipnoern* die zweizeilige Form, wie an der Brustflosse obwaltet, und für beide Abtheilungen ein gemeinsamer Ausgangspunkt

anzunehmen ist. Von einem solchen aus betrachtet haben sich die Dipnoer conservativer bewährt, als die Elasmobranchier, welche auf einseitige Radien sich beschränkten. Aber am terminalen Abschnitte ist bei den Männchen ein neues Organ, das *Mixipterygium*, entstanden, welches bei der Copula dient und damit das Flossenskelet in neuem Lichte zeigt. Es kommt schon bei *Ganoiden* nicht mehr zur Ausbildung und die gesammte Bauchflosse tritt damit von minderem Werthe auf. Der bei Elasmobranchiern sehr mächtige Flossenstamm ist verloren gegangen, nur die Radien kommen noch zur Anlage, und zeigen Concrescenzen, von denen eine vordere wichtig ist. Sie bildet ein größeres Stück, welches zur Befestigung der Flosse dient, und bei den Knochenganoiden für kleine Radien ein Basale vorstellt, welches durch Übereinanderliegen sich festigt. Diese beiden Stücke, bei den *Teleostei* median sich vereinigende Knochenplatten, sind die einzigen inneren Skelettheile der Bauchflosse. Sie dienen den von den Stören an im Integument entstandenen knöchernen Strahlen als Stütze, und als functioneller Ersatz des verloren gegangenen Beckens.

Diese Hintergliedmaße erscheint somit bei den Fischen auf dem Wege allmählicher Rückbildung und hat auch nur eine geringe functionelle Bedeutung, wie ihr gänzliches Schwinden bei einigen Abtheilungen der Knochenfische bezeugt. Dem gegenüber ergiebt sich ein anderer Gang mit dem Beginne der terrestren Lebensweise. Am Skelet wiederholt sich in Sonderung von Femur, Tibia, Fibula und Fußskelet die gleiche structurelle Gliederung wie an der Vordergliedmaße und legt damit für die schon unter den Fischen bei den Dipnoern begründete ursprüngliche Gleichartigkeit von beiderlei Gliedmaßen ein neues Zeugnis ab.

Bei den *Amphibien* bieten die Urodelen die primitiveren Befunde, vorzüglich im Tarsus. Dem entspricht auch die erhaltene Fünfzahl der Zehen, welche von nun an eine durchlaufende Einrichtung ist. Bedeutende, auch die Unterschenkelknochen beeinflussende tarsale Umbildungen charakterisiren die Anuren. In beiden Abtheilungen ist die Hintergliedmaße Stütz- und Locomotionsorgan des Körpers.

Am Fußskelet der *Reptilien* macht sich eine typische Concrescenz von Tarsusstücken geltend, indem schon bei Schildkröten die proximalen sammt dem Centrale verschmelzen und enger dem Unterschenkelknochen sich anschließen. Der Fuß bewegt sich intertarsal, und daraus entspringt schon bei den Lacertiliern ein engerer Anschluss eines Theiles der distalen Knochenstücke an den Metatarsus. Nur ein Theil der proximalen Stücke hat bei den Crocodilen jene Concrescenz vollzogen. Selbständig erhält sich das Fibulare. In der distalen Reihe bleibt bei Crocodilen und Eidechsen das einem 4. und 5. Tarsale entsprechende Cuboid der bedeutendste Theil.

Während bei all diesen Reptilienabtheilungen noch der größte Theil des Fußes als Stütze der Gliedmaße den Boden berührt, hat bei den *Dinosauriern* unter Erhebung des Körpers die Digitigradie sich ausgebildet, und der Metatarsus gelangt dadurch zu größerer Selbständigkeit. Auch überwiegt die Tibia an Volum die Fibula, was bei den anderen nur hin und wieder (z. B. bei Crocodilen) besteht. Bei einem Theile der Dinosaurier übernimmt die Hintergliedmaße die

ganze locomotorische Function, während die vordere nicht mehr mit dem Boden in Berührung kommt. Am Fuße kommen die drei mittleren Zehen allmählich allein in Function, während die marginalen verschiedene Rückbildungen erfahren, und die äußere auch gänzlich schwinden kann. Aus ähnlichen Zuständen entstand das Skelet der Hinterextremität der *Vögel*. Die Vereinigung des proximalen Tarsusabschnittes mit der Tibia vollzieht sich hier vollständig, während der Fibula eine distale Reduction zukommt. Die distalen Tarsustheile, schon in der Knorpelanlage nicht mehr getrennt, synostosiren mit drei Metatarsalien, welche gleichfalls unter einander verwachsen, so dass aus all diesen ein einheitlicher Knochen entsteht. Diesem ist die Innenzehe bei vielen distal angeschlossen.

Bei den *Säugethieren* hat das Skelet der Hintergliedmaße fast die Vollzähligkeit der primitiven Tarsusknochen bewahrt. Nur das Intermedium ist verschwunden, wahrscheinlich mit dem Tibiale zum Astragalus vereint. Das Fibulare ist mit allmählicher Ausbildung eines hinteren Fortsatzes wie bei Crocodilen zum Calcaneus geworden. Ein Centrale bleibt als Naviculare bestehen und in der distalen Reihe hat sich nur das Cuboid als ein Product zweier Tarsalia aus niederen Zuständen fortgesetzt. Das Hauptgelenk des Fußes ist zwischen Astragalus und Tibia ausgebildet und die Fibula tritt allmählich Reductionen an.

Von den Zehen wird bei den Beutelthieren die innere der übrigen opponirbar, und der Fuß wird handähnlich zum Greiforgan geformt, was in der Primatenreihe erst beim Menschen wieder verschwindet. Aber schon unter den Beutelthieren erscheint noch eine andere Differenzirung der Zehen, indem mit der erworbenen Digitigradie einzelne rudimentär werden, und schließlich die 4. allein in Function bleibt. Unter den monodelphen Säugethieren kommt es durch die Digitigradie gleichfalls zu vielen Reductionen, wobei am häufigsten die Innenzehe reducirt wird. Sie kann auch ganz verloren gehen. Weitere Reductionen sind bei den Hufthieren nach zwei Reihen ausgeprägt. Die eine zeigt den Schwerpunkt auf die 3. und 4. Zehe verlegt, indess die 2. und 5. rudimentär sind oder schwinden und die beiden in Function bleibenden Metatarsalia verschmelzen (Artiodactylie). In der anderen Reihe wird unter successiver Rückbildung der anderen die Mittelzehe zur einzigen Stütze der Gliedmaße (Perissodactylie).

Die Vorgänge am Wirbelthierskelet.

§ 166.

Den mächtigen, in der aufsteigenden Reihe in vielerlei Divergenzen entfalteten Stützapparat trafen wir mit einem aus niederen Zuständen ererbten Organe beginnend, der *Chorda dorsalis*, um welche herum sich zuerst membranöse Stützbildungen durch den Körper erstreckten. Während die Chorda sich der Metamerie des Körpers entzieht, und an ihrer Abkunft aus nicht metameren Zuständen festhält, folgt jenes perichordale Stützgewebe der vor Allem am Muskelsystem sich darstellenden Metamerie, und vermittelt zugleich die Beziehungen des Muskelsystems zur Chorda (Leptocardier).

Das perichordale Gewebe ändert seine Beschaffenheit mit dem Auftreten von Knorpel. Dieser erscheint zuerst um die Chorda, aber in jenen membranösen Stützbildungen. Er wird als eine histologische Umwandlung von Bindegewebe betrachtet, als eine Sonderung eines indifferenten Zustandes jenes Gewebes, aber es bleibt dabei doch fraglich, ob die betreffenden Formelemente, an der Stelle, an welcher sie entstanden, immer sich fanden, und ob sie nicht hierher eingewandert sind. Woher diese stammen ist ungewiss, und auch die Beachtung der von mir zuerst an der Chorda der Amphibien aufgefundenen Thatsache, dass das Chordagewebe Knorpelgewebe hervorgehen lassen kann, vermag für den perichordalen Knorpel nicht zu der gleichen Quelle mit dem die Chorda liefernden Gewebe zu führen. Auf diesen Punkt wird die Forschung sich zu richten haben, auch wenn sie bei der bisherigen Annahme, dass das perichordale Gewebe dem Mesoderm oder Mesenchym entstamme, stehen bleiben will. Nachdem wir wissen, dass die Sonderungsvorgänge successive auftreten, ist die Frage gerechtfertigt, ob nicht die Anregung zu einem fortgesetzten Auftreten von Knorpelgewebe von den bereits umgebildeten Localitäten her ihren Ausgang nehme.

Von dem perichordalen, an bestimmten Stellen auftretenden Knorpel aus entsteht nicht nur eine allmähliche Umschließung der Chorda, durch welche die letztere functionell ersetzt wird, sondern es kommt auch zur weiteren Fortsetzung desselben Knorpels in obere und untere Bogenbildungen. Diese folgen den durch das membranöse Stützgewebe vorgezeichneten Bahnen. So entstand die Meinung, dass es nur eine Umwandlung jenes Gewebes sei, woraus die Fortsetzung des Knorpels entspränge. Sie ward bestärkt durch die Beobachtung, dass knorpelige Theile auch ohne directen Zusammenhang mit dem perichordalen Knorpel entstehen, wie z. B. am Cranium der Amphibien. Die Beweiskraft solcher Thatsachen verliert aber an Werth, sobald wir niedere Zustände in Vergleichung bringen, welche uns zeigen, dass die dort discret erscheinenden Theile hier mit den anderen in Zusammenhang sich finden, so dass das selbständige Auftreten nicht als ein primitiver Zustand gelten kann. Wo solche Vergleichungsobjecte fehlen, wie z. B. für die niedersten Cranioten, die Cyclostomen, entbehrt die Behauptung, dass z. B. die mehrfachen präcranialen Knorpel bei Petromyzon einen Beweis für deren phylogenetische Selbständigkeit abgäben, ebenso der Begründung, als wenn alle in der Nähe des Craniums befindlichen Knorpel desshalb vom Cranium stammen müssten, weil von anderen Stücken solches erweisbar ist.

Außer den am Cranium durch obere, im übrigen Achsenskelet auch durch untere Bogenbildungen repräsentirten Skelettheilen ergeben sich aber in der Fortsetzung der Bogen noch andere Knorpelbildungen. Dorsal laufen die Bogen an der Wirbelsäule der Fische in Dornen aus, die auch ventral am Schwanze bestehen. Wir finden sie theils in mittelbarem, theils in unmittelbarem Zusammenhange mit anderen Knorpeltheilen, den Flossenträgern, die, wie sie selbständig erscheinen, keinen Zusammenhang mit den Dornfortsätzen besitzen sollen. Die Ontogenese ergiebt damit wieder eine Selbständigkeit, welche die Phylogenese zurückweisen

muss, da die Übergänge vom continuirlichen Zusammenhange wiederum durch die Vergleichung erweisbar sind, und es logischer ist, den texturell gleich beschaffenen Theil in dem ihn in discreter Ontogenese zeigenden Falle von jenem Zustande abzuleiten, in welchem er im Zusammenhang mit einem anderen bleibt, als umgekehrt. In nicht wenigen Fällen ist das auch durch directe Beobachtung erweisbar. Das gilt auch für die Rippen. Dass sie Abgliederungen von Wirbelfortsätzen (unteren Bogen) seien, wie ich vor vielen Jahren darlegte, ward viel und heftig bestritten, indem man von Befunden ausging, in welchen die Abgliederung sich nicht mehr recapitulirt. Dass solche Zustände verbreitet seien, ward nie von mir in Abrede gestellt, aber dass sie nichts gegen die phyletische Entstehung beweisen, muss ich fort behaupten. Aber auch ontogenetisch gehört es nicht zu den Seltenheiten für die Abgliederung thatsächliche Begründung zu finden. Was für die mit der Wirbelsäule mehr oder minder in Verband bleibenden Skeletgebilde nicht sehr schwer zu erkennen ist, dass sie Abkömmlinge der ersten perichordalen Knorpelbildungen sind, stößt bei anderen Theilen auf größere Schwierigkeiten. Das aus den Kiemenbogen zusammengesetzte Visceralskelet lässt seine Abstammung dunkel. Aber nicht ganz ist das Licht davon ausgeschlossen. Unter den Cyclostomen begegnen wir bei Petromyzon den beiden ersten Visceralbogen als Fortsatzbildungen des Knorpelcraniums. Der erste ist noch nicht in den die Gnathostomen auszeichnenden Zustand übergegangen, sondern hat sich in besondere Einrichtungen begeben, welche nur von dem ersten Beginne des Bogens ableitbar sind. Er ist noch kein Kieferbogen. Der zweite hat bestimmtere Beziehungen erlangt, die ihn als Bogen charakterisiren, wenn ihn auch vielerlei Anpassungen, vor Allem jene an das zur Zunge sich ausbildende Organ veränderten. Die Hauptsache bleibt für beide die Fortsatzbildung von dem cranialen Knorpel. Wenn eine solche für die übrigen Bogen nicht besteht, so wird das durch die Thatsache verständlich, dass der Kiemenapparat dem Bereiche des Craniums entrückt wird, in welchem er bei Gnathostomen, noch bevor es zur Skeletbildung kommt, noch zu finden ist. Die bei den Cyclostomen gegebenen Thatsachen sind aber wichtig genug, um zunächst in der Ableitung von Visceralbogen aus perichordalem Knorpel nichts Überraschendes oder Widersinniges zu erblicken, zumal wenn die Causalmomente erkennbar sind, durch welche die Wiederholung eines primitiven Zustandes in der Ontogenese eine Schranke empfängt. Wenn durch ihre Beziehung zur Muskulatur beweglich gewordene Skelettheile, die in dieser Beweglichkeit auch einen neuen Theil ihrer Function erhalten, sich nicht mehr in der ursprünglichen Continuität ontogenetisch offenbaren, so kann daraus niemals geschlossen werden, dass sie auch phylogenetisch jenes Zusammenhanges entbehrten, und bei dem Vorhandensein von Beispielen jener Continuität ist es ein grober Irrthum, die Ontogenese als einzige Führerin bei der Prüfung gelten zu lassen. Wir leiten also hier einen Skelettheil von einem anderen ab, mit dem er ursprünglich einheitlich sich darstellte. Wenn wir daran keinen Anstand nehmen, weil auf andere Art kein Verständnis sich ergiebt, so ist es nicht anders bei anderen Skeletgebilden, wie Kiemenbogen und Rippen. Wie Knorpelgewebe zur Bildung

dieser Theile gelangt, bleibt unverständlich, wenn für jenes Gewebe nicht ein Ausgangspunkt sich finden lässt, mag dieser ein unmittelbarer oder auch nur ein mittelbarer sein.

Das Gleiche gilt für die Knorpelanlagen des Skelets der Gliedmaßen. Deren einfachste Zustände lassen keinerlei Beziehungen zum Achsenskelet erkennen. Man kann sich mit dieser Thatsache begnügen. Aber es wird Aufgabe der Forschung bleiben, auch für diese den übrigen Skeletbildungen gegenüber wie Fremdlinge im Organismus auftretenden Bildungen die Heimat zu suchen. Von mir ward auf Kiemenbogen verwiesen. Ich war nicht verwundert, dass die nur eine Ontogenese kennenden Forscher, nachdem sie, wie ich selbst ja erwartet, und es auch ausgesprochen hatte, nichts fanden, jene Hypothese verwarfen. Als ob das so von kurzer Hand darstellbar sein müsste! So bleibt auch heute noch diese Hypothese bestehen, nachdem andere sich hinfällig erwiesen. Diese können ihr jetzt nur als Stütze dienen.

Es war nachgewiesen, dass der größte Theil der knorpeligen Skelettheile von jenem Knorpelgewebe ableitbar ist, welches perichordal an bestimmten Localitäten entsteht. Daraus ergiebt sich zunächst große Wahrscheinlichkeit, dass auch jenen anderen Theilen der gleiche Ursprung zukommt, so dass *das gesammte Knorpelskelet als eine im Organismus successive Verbreitung erlangende Gewebsentfaltung, die von der Achse aus ihren Ausgang nimmt*, betrachtet werden konnte. Der Organismus wird durchsetzt von einem an beschränkter Localität zuerst erscheinenden Gewebe, welches Stützorgane herstellt. Wo die Continuität erhalten bleibt, ist es nicht schwer die Ausbildung neuer Theile von Wachsthumsvorgängen an den alten abzuleiten, das Wachsthum vom Knorpel ausgehend und nicht durch von außen her hinzutretende Gewebstheile hervorgerufen, zu erkennen. Daraus entsteht für die übrigen nicht in geweblicher Continuität auftretenden Knorpeltheile das *Problem* der phylogenetisch erfolgten Ablösung vom ersten Mutterboden, derart, dass ein Theil derselben Gewebselemente, welche vorher letzterem noch angehörten, nach und nach in entferntere Lagen kamen. Es erwächst dadurch der Anschein einer auch phyletisch selbständigen Genese, die aber nur ein erworbener Zustand ist. Er ging hervor aus der Abgliederung eines Skelettheiles, der mehr oder minder weit von seinem Bildungsorte sich entfernte, und schließlich noch ontogenetisch entfernt auftritt, indem das ihn erzeugende Gewebe jene Wanderung vollzogen hat.

Durch die zur Lösung jenes Problems erforderliche *Ableitung des Knorpels von Knorpel* schließt es sich an andere an, welche früher bestanden. Die Lehre von der *Generatio aequivoca* gehört hierher, auch die ältere Zellenlehre, welche alle Formelemente da entstehen ließ, wo man sie später auffand, zuerst aus einem »Cytoblastem«, und damit noch eine Art Urzeugung involvirend, ward später die Zelle zum Erfordernis neuer Formelemente, die aus ihr entstanden. Einen ferneren Schritt vorwärts legte die Organogenese zurück, indem sie für manche Gewebe eine Wanderung zeigte. Wir erfuhren die Entstehung von Drüsen aus dem Epithel, lernten auch mancherlei Organe kennen, die ihre Verbindung mit der ersten Bildungsstätte verloren, und erlangten durch vielfach nachgewiesene Ortsveränderungen von Organen

und Geweben für den Organismus die Vorstellung eines außerordentlich complicirten Aufbaues desselben. Fast jede neue ontogenetische Thatsache liefert dazu einen Beitrag.

Der Einwand, dass ja im Bindegewebe der Ausgangspunkt für jene Knorpelbildungen gegeben sei und dass zahlreiche Erfahrungen für die Entstehung knorpeliger Theile aus Bindegewebe vorlägen, ist nicht stichhaltig, da er nur die grobe Erscheinung ins Auge fasst. Ob nicht von knorpeligen Anlagen stammende Formelemente, in Bindegewebe gewandert, hier die Knorpelbildung veranlassen, diese Frage ist noch nicht Gegenstand einer Prüfung gewesen. Bis das erledigt sein wird, hat jener Einwand zurückzutreten, er schädigt nicht das Problem.

Für die Phylogenese frei entstandener Knorpeltheile aus ursprünglichen Abgliederungen ist noch eine *theoretische Erwägung von größter Bedeutung*. Wenn wir uns jene Skelettheile, seien es Flossenträger oder Rippen, seien es Kiemenbogen oder Gliedmaßen, bei ihrem ersten phyletischen Erscheinen vorstellen, so kann man diese nicht in der Art sich denken, wie die Ontogenese diese Dinge kennen lehrt und wie es von den Embryographen auch auf die Phylogenese übertragen zu werden pflegt. Von jenem beschränkten Standpunkte aus ist ja nichts einfacher, als dass da oder dort ein Zellenstrang in einen Skelettheil sich sondert, der dann diese oder jene Aufgabe übernimmt und damit diesen oder jenen Namen empfängt. Hier wird eine Rippe daraus, dort ein Kiemenbogen. Wer kann nicht einsehen, dass jene Skelettheile so auch phylogenetisch entstanden? Und doch ist diese Vorstellung falsch. Wie für Alles ein kleiner Anfang besteht, so muss ein solcher auch für jene Organe bestanden haben. Wie kommt eine Zelle oder eine Gruppe solcher dazu, sich da oder dort in einen Knorpel umzugestalten? Eine oder einige Zellen, wenn sie auch später knorpelig sich umwandeln, besitzen noch keine Stützfunction; jedenfalls bleibt das Causalmoment jener Umwandlung dunkel, denn das Ergebnis der Umwandlung kann nicht zugleich die Ursache derselben sein.

Ganz anders liegt der Fall beim Wachsthum schon vorhandenen Knorpels. Ein am Achsenskelet entstehender Knorpelfortsatz participirt an der Stützleistung des ersteren, wie unbedeutend er auch auftreten mag. Er trägt zunächst zur Erhöhung jener schon bestehenden Function bei und gewinnt damit eine eigene Bedeutung. Unter dem Einflusse dieser an Volum zunehmend, wird seine Leistung immer selbständiger und eine Sonderung der Function lässt die Trennung hervorgehen. Der als ein Fortsatz entstandene Skelettheil hat sich mit der neuen Leistung die Selbständigkeit erworben. Wenn er in diesem Zustande nicht mehr den alten ontogenetisch durchläuft, so trifft er sich eben in dem Falle unzähliger anderer Organe, aber es erwächst daraus kein Grund, jenen Bildungsgang in Abrede zu stellen. Wohl aber wird es Aufgabe der Forschung, jene die Anfänge darstellenden Zustände sorgfältig zu prüfen. Die unabhängig von dem ursprünglichen Ausgangspunkte auftretende Genese solcher Skelettheile wird dann aus einer schon vorher erfolgten Ablösung der Formelemente zu erklären sein, welche die Anlage der ersten Sonderung herstellen. Nur dann wird verständlich, wesshalb da oder dort in ganz bestimmter Art sich gestaltende Knorpelmassen als Skelettheile auftreten, wenn wir den Keimen derselben übertragene Eigenschaften annehmen, die sich in der Organentfaltung zum Ausdrucke bringen. Es dürfte nicht leicht sein, die Nothwendigkeit jener Voraussetzung gänzlich in Abrede zu stellen.

Den in verschiedenen Stadien erfolgten Abgliederungen gegenüber erscheinen im Knorpelskelet Neugestaltungen durch *Concrescenz*. Auch ihr kommt ein Antheil an der mannigfachen Gestaltung zu. Zum Theil sind sie noch nachweisbar, wie in der Ontogenese des Sternums, oder im Carpus und Tarsus, auch an der

Wirbelsäule. Der Vorgang ist dann immer ein relativ spät erworbener, bei welchem die Ontogenese die vorausgegangenen Zustände noch nicht zusammengezogen wiedergiebt. Die Forschung bewegt sich in diesen Fällen auf sehr ebenem Boden, und es bedarf keines Scharfsinnes, um einen Skelettheil, wie z. B. am Carpus, aus mehreren entstanden nachzuweisen, wenn jene Theile erst discret, dann eng an einander geschlossen, endlich zu einem einzigen verbunden sich darstellen, sei es, dass diese Stadien auf verschiedene Formen vertheilt oder in einer und derselben während der Ontogenese erkennbar sind.

Ganz andere Anforderungen werden an die Forschung bei solchen Einrichtungen gestellt, bei denen eine Concrescenz nicht mehr direct zu beobachten, sondern nur zu erschließen ist, wie z. B. am Cranium. Manche halten hier jede weitere Forschung für ausgeschlossen, indem sie sich mit dem bescheiden, was die Ontogenese bietet, die hier bei einer der ältesten Skeletbildungen der Cranioten den Dienst versagt. Und doch ist es möglich, durch Vergleichung auch hier einen Einblick zu gewinnen in die Vorgänge, aus welchen jenes Gebilde entstand, und es aus getrennten Elementen abzuleiten, die sich nicht mehr erhielten, nachdem sie in die Perichordalknorpel, den ontogenetisch ersten Zustand des Craniums, aufgegangen sind.

Auch für die hier vorliegenden Fragen bildet das oben beregte Problem von der Abstammung der frei entstehenden Knorpelstücke den Angelpunkt. Ist das knorpelige Visceralskelet eine vom Cranium unabhängige Einrichtung, oder ist es vom Cranium ausgegangen? Wir mussten uns für das Letztere entscheiden, natürlich nur als Hypothese, einmal da bei Cyclostomen Spuren für die erstere Entstehung erhalten sind, dann aber auch weil die freie zur Skeletbildung führende Chondrogenese an sich absolut unverständlich bleibt. Sie macht jene andere Vorstellung nöthig, die, nichts weniger als aus der Luft gegriffen, auf viele Thatsachen sich gründet. Durch diese wohlbegründete Voraussetzung ergiebt sich für den phylogenetisch ältesten Zustand des Craniums eine Metamerie, wie sie unangezweifelt bei Amphioxus an dem einem Kopf entsprechenden Körperabschnitte besteht, welcher den respiratorischen Darmtheil umschließt. Oder soll das etwas ganz Anderes sein als der bei den Cranioten zum Kopfe gewordene Körpertheil?

Damit sind Gesichtspunkte gegeben, welche die Gesammtheit des Knorpelskelets von einem einheitlichen Ausgange darlegen können. Wir haben für die Differenzirung, d. i. die Theilung einheitlicher Knorpeltheile in mehrere, keinen *alle* Einzelfälle umfassenden Beweis, aber für viele jener Fälle hat die direkte Beobachtung erwiesen, dass aus einheitlicher Anlage im Vorknorpel mehrfache Knorpeltheile entstehen, oder dass ein einheitliches Stück in zwei oder mehrere sich trennt. Knorpel zeigt sich hier vom Knorpel stammend, und das mahnt zur Vorsicht, jene Fälle, in welchen die gewebliche Continuität nicht so klar vorliegt, nicht kurzweg, wie es wohl zu geschehen pflegt, als jenen völlig entgegengesetzte zu beurtheilen.

§ 167.

Das Knorpelskelet wird verändert durch Knochenbildung. Wie das erstere von innen her nach außen sich entfaltet, so kommen knöcherne Theile von außen her. Wenn wir es auch unentschieden lassen mussten, welche Abstammung dem das Skelet darstellenden Knorpel zukomme, so bleibt das nicht mehr fraglich für die Knochensubstanz. Sie kommt von außen, *vom Integument*, ihr Mutterboden ist wahrscheinlich das *Ectoderm*. Was für beiderlei Skeletbildungen, jeder für sich, nicht möglich ist, gelingt durch die Vereinigung beider. Es ist ein weiter Weg, auf welchem diese Verbindung einherschreitet, und sie vollzieht sich nur langsam. Die ersten knöchernen Skeletbildungen bleiben im Integument, welches sie entstehen ließ. Dort haben wir sie in vielerlei Zuständen angetroffen. Von da zeigen sich mehrfache Bahnen, auf denen die Vereinigung mit dem inneren knorpeligen Skelet geschieht. Wir haben sie zum Theil schon früher (§ 81) betrachtet, auch in Bezug auf die feineren Vorgänge. Zwei Hauptstraßen ließen sich dabei unterscheiden. Die eine wird von knöchernen Theilen beschritten, welche bereits im Integument zu Ansehen gelangt sind. Sie stellen mehr oder minder bedeutende Knochenplatten vor, welche besonders da, wo Theile des Knorpelskelets an der Oberfläche unter dem Integument sich finden, ihr Vorkommen haben. Es ist möglich, dass diese Lagebeziehung der Ausbildung jener Platten Vorschub leistet, in so fern ihre Function auf eine höhere Stufe gelangt, man muss sich aber hüten, eine engere genetische Beziehung anzuerkennen, wie das geschehen ist, denn dieselben Platten finden sich auch an anderen, dem Knorpel des Binnenskelets fern liegenden Örtlichkeiten des Integuments. Ein Theil dieser dermalen Knochenplatten erhält sich über dem Knorpel und bildet, auch wenn dieser schwindet, sogenannte *Deckknochen*, welche in tiefere Lagen des Integuments gerathen oder auch unter dasselbe gelangen, nicht bloß von Haut, sondern sogar von Muskulatur mehr oder minder überlagert (Deckknochen des Cranium). Ein anderer Theil kommt allmählich schon mit seiner Anlage mit dem Knorpel in Contact und dann geschieht ein engerer Anschluss, der auf mancherlei Art sich vollziehend, mit einer Substitution des Knorpels durch den Knochen endet.

Die zweite, vom Integument zum Knorpelskelet leitende Straße führt keine massiven Knochenproducte, sie ist auch keine einheitliche Bahn, sondern vertheilt sich in zahllose Pfade. Wir wissen, dass in dem einen Falle noch im Integument entstandene Knochen, in dem anderen tiefer entstehen, und doch sind es dieselben Knochen. Hier sind also die Osteoblasten, die vorher ihre Thätigkeit im Integument entfalteten, in die Tiefe gelangt. Oder sollten das wieder andere sein, von denen man freilich nicht verstehen könnte wie sie zur Ausübung gleicher Thätigkeit gelangten, wir wissen ferner, *dass Ossificationen des Knorpelskelets stets an dessen am weitesten nach der Oberfläche gerückten Partien phylogenetisch beginnen.* Vor der Verknöcherung der Wirbelkörper erhalten die Bogen einen knöchernen Beleg, und vor den Bogen zeigen sich Ossificationen an den Dornen derselben. Dieser periphere Beginn des Knochenaufbaues am Knorpelskelet deutet darauf,

dass der Weg dazu von außen, d. h. vom Integument kommt. Auch hier ist eine Einwanderung von Formelementen beschrieben worden. Indem wir diese Erfahrungen, jene, welche in der ectodermalen Invasion besteht, und die andere, die den peripheren Anfang der Knochenbildung auf knorpeliger Unterlage zeigt, mit einander in Zusammenhang bringen, muss die Vorstellung des dermalen Ursprunges auch für jene knöchernen Skelettheile sich begründen, welche, vom Integument entfernter liegend, keine schon in letzterem aufgebauten knöchernen Theile empfangen.

In diesem Vorgang besteht eine gewisse Ähnlichkeit mit der Sonderung des Knorpelskelets, in so fern Material der Skeletbildung — hier des Dermalskelets — sich von der ersten Bildungsstätte ablöst, um in der Ferne Knochentheile zu gründen. Bevor diese auftreten, ist jenes Material (Osteoblasten) für unsere gegenwärtige Erkenntnis in einem Zustande der Indifferenz, wie es auch jenes ist, welches die Anlage knorpeliger Skelettheile herstellt. Daher wurden auch jene Knochenbildungen als autochthone beurtheilt, wie es noch immer für die Knorpelbildung geschieht. Das wahre Verhalten des Ursprungs der nicht mehr dermalen Osteogenese ist aber unserer Erkenntnis näher gerückt durch die beiden oben bereits verwertheten Thatsachen, während für die Chondrogenese nur auf einem weiteren Wege der Vergleichung der Zusammenhang der Erscheinungen in der gleichfalls dargestellten Weise erschließbar wird.

Indem wir das knöcherne Skelet nicht mehr ausschließlich vom Bindegewebe ableiten, durch an sich unverständliche, weil in ihren Causalmomenten nicht darzulegenden Veränderungen jenes Gewebes an den betreffenden Orten entstanden uns vorstellen, sondern den wesentlichsten Antheil bei seiner Entstehung in den Osteoblasten finden, werden die ersten Anfänge der Hautskeletbildung (Selachier) mit den höchst differenzirten Zuständen des Skelets der höheren Wirbelthiere aufs innigste verknüpft. Wie lang auch der Weg ist und wie complicirt sein Verlauf, es wandeln auf ihm dieselben Formelemente. Sie tragen die während ihres dermalen Verbandes erworbenen Eigenschaften, in bestimmter Function sie äußernd, in die Tiefe des Organismus und gelangen im Aufbauen des knöchernen Skelets zu höherer Wirksamkeit. In der Erkenntnis dieser wichtigen Verhältnisse ist noch Vieles lückenhaft. Wir befinden uns auch hier erst in den Anfängen, denen bis zur völligen Erwerbung für die Wissenschaft noch viele Erfahrungen folgen müssen, wie hier ausdrücklich betont sein soll. Aber wir kennen doch nicht wenige Strecken der Bahn jenes großartigen Processes, und es muss erlaubt sein, aus der Richtung auch auf das Ziel schließend, den Gesammtvorgang andeuten zu dürfen.

Das ist sicher, dass mit dem Beginne der Ossification ein niederer Zustand überwunden wird, und was das Knorpelskelet dabei an Bedeutung einbüßt, wird durch die höhere Leistungsfähigkeit des knöchernen für die Stützfunction reichlich aufgewogen. Hier kommen dann alle jene Vortheile in Betracht, welche das Gewebe als solches besaß (s. S. 200). Das noch bis zu den Reptilien eine Rolle spielende Hautskelet geht allmählich verloren, wo es nicht dem inneren Skelet dienstbar gemacht ward.

Vom Muskelsystem.

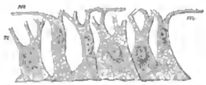
Vom Muskelsystem der Wirbellosen.

Erstes Auftreten der Muskulatur.

§ 168.

Während bei den Protozoen entweder der ganze Körper Contractilität kund gab, oder bei manchen an gewissen Theilen bandartige Streifen im Protoplasma zur Sonderung kamen, welche in regelmäßiger Art contractil sich erwiesen (Myophane, HAECKEL), kommt es bei den Metazoen zu einer Sonderung bestimmter, allmählich ein Organsystem zusammensetzender Formelemente. Zwar sind bereits bei den *Poriferen* contractile Formelemente angegeben, aber deren Verhältnisse sind noch wenig klar, verständlicher werden sie erst bei den *Cölenteraten*. Die primitiven Epithelschichten des Körpers, das Ectoderm und das Entoderm, bilden den Ausgangspunkt, und *Hydra* bietet die primitivsten Zustände. Hier sehen wir die Zellen des Ectoderms, das wir hier allein berücksichtigen wollen, Fortsätze aussenden, welche in der Länge des Körpers sich anordnen und damit eine dem Ectoderm angeschlossene Schicht zusammensetzen (Fig. 385 *m*). Diese Fortsätze sind contractil, d. h. sie vermögen in der Richtung ihrer Längsachse sich zu verkürzen, und darin unterscheidet sich die Action dieser Theile von der am Protoplasma sich äußernden Contractilität. Obwohl noch Theile von Zellen, sind jene Fortsätze doch etwas Besonderes, von den Zellen, aus denen sie hervorgingen, nicht bloß formell Verschiedenes geworden, sondern sie repräsentiren zugleich eine *functionelle Differenzirung*. Ein der Zelle zukommender Reiz wird von dem Zellenfortsatze durch Bewegung ausgelöst. Die myoblastischen Bestandtheile des Ectoderm sind mit der Fortsatzbildung mittels einer dünnen Protoplasmalage an der contractilen Fibrille in continuirlichem Zusammenhange, und dieses Protoplasma erscheint als der Ausgangspunkt der Abscheidung jener Fibrille, und zugleich auch der Weg, auf welchem letzterer ein Reiz zugehen kann.

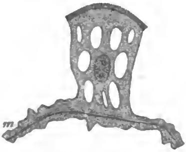
Fig. 385.



Neuromuskelzellen von Hydra. *n* Fortsätze der Zellen. *m* contractile Fasern. (Nach KLEINENBERG.)

Diese Zellen (*Neuromuskelzellen*, KLEINENBERG; *Epithelmuskelzellen*, Gebr. HERTWIG) sind zwar offenkundig nur die Bildungselemente der contractilen Fibrillen, aber auf Grund des Zusammenhangs der letzteren mit ihnen wird denselben auch eine functionelle Bedeutung nicht abzusprechen sein, so dass sie außer jener Beziehung zu Muskelfibrillen keineswegs nur Epithelzellen vorstellen. Das Vorhandensein einer subepithelialen nervösen Gewebsschicht, aus spärlichen Nervenzellen und davon ausgehenden sich weit vertheilenden und verzweigten Fortsätzen, welche wohl zweifellos leitende Bahnen sind, bestehend, war der Vorstellung günstig, dass die epithelialen Elemente nichts mit der Übertragung von Reizen auf die von ihnen aus entstandenen contractilen Fasern zu thun haben, dass sie *Epithelmuskelzellen* seien. Ob sie Reize von außen her aufnehmen, ist zweifelhaft und wird sogar durch das Vorkommen einer Cuticularschicht an ihnen unwahrscheinlich, wenn auch immerhin percipirende Formelemente im Ectoderm (von Hydra) nicht sicher erkannt wurden. Solche bestehen dagegen im Entoderm. Daher hat man für das Ectoderm jene Function den Nesselzellen zugeschrieben (K. C. SCHNEIDER), die durch ihren als Cnidocil bezeichneten Fortsatz die ectodermale Cuticula durchbrechen und mit dem umgebenden Medium in directem Contact stehen. Lassen wir auch unentschieden, wo von außen kommende Reize ihre nächste Leitung finden, so ist doch die letzte Strecke des Weges in den mit den contractilen Fibrillen zusammenhängenden Epithelmuskelzellen zu suchen, da ja diese Elemente mit Nervenfibrillen im Zusammenhange erkannt wurden, während eine Verbindung der letzteren mit den Muskelfibrillen nicht erwiesen ist. Man gelangt so zu der Vorstellung, dass die Nervenschicht Reize von außen empfängt und sie den Epithelmuskelzellen vermittelt, durch die sie den Muskelfibrillen zur Auslösung übertragen werden. Es wäre danach die Epithelmuskelzelle auch noch in functionellem Nexus mit dem Nervensystem, sie stellt in gewissem Sinne zugleich ein motorisches Centralorgan vor, das noch im Ectodermverbande sich hält, indess der sensible Centralapparat in den Zellen der Nervenschicht bestände. Die myoblastischen Formelemente halten sich in manchen Abtheilungen der Cölenteraten nicht mehr ausschließlich mit der Oberfläche in Zusammenhang, und es bestehen mancherlei Zustände, in denen sie im Epithel eine tiefere Lage einnehmen.

Fig. 386.



Epithelmuskelzelle von Hydra fusca. *m* Muskelfortsatz mit einer Fibrille. (Nach K. C. SCHNEIDER.)

Die Muskelfasern gewinnen successive eine bedeutendere Ausbildung und bieten zugleich jene Sonderung, wie sie in der Querstreifung der Fibrillen zum Ausdrucke kommt. Diese Weiterbildung besitzen schon die Medusen. Die Muskelfaser ist aber auch hier noch kein selbständiges Formelement, da ihr der Kern noch fehlt, den wir erst in den über den Cölenteraten stehenden Abtheilungen antreffen. Hier ist aber zugleich der directe Zusammenhang mit dem Ectoderm verschwunden und es kommen bereits bei der ersten Sonderung cänogenetische

Zustände vor. In der contractilen Faser selbst und ihrem Verhalten zu Zellen ergeben sich dann vielerlei Eigenthümlichkeiten, die hier keine Berücksichtigung finden können.

Ob der uns gegenwärtig als niederster Zustand des Muskelsystems bei Cölenteraten bekannte auch phylogenetisch der älteste ist, bleibt noch fraglich. Er tritt bereits in Combination mit einem Nervensystem auf. Dieses hat die Erfahrung gleichfalls als eine Sonderung aus dem Epithel erwiesen, und unter den Cölenteraten begegnen wir noch solchen Zuständen, in welchen die Nervenzellen Bestandtheile des Ectoderm sind, wenn sie auch schon eine specifische Umwandlung erfuhren. *Muskel-* und *Nervensystem erweisen sich dadurch nicht nur gemeinsamen Ursprungs, sondern sie erscheinen auch zeitlich an einander geknüpft.* Daraus darf gefolgert werden, dass auch ältere Zustände als die uns bekannten die beiderlei Formelemente im rein epithelialen Ectoderm bargen, aus welchem sie auch ontogenetisch in die Sonderung übergehen. Dieser innige Zusammenhang findet in der Lage des Nervensystems, oder vielmehr der dieses repräsentirenden Gewebsschicht deutlichen Ausdruck. Indem die Muskelfaserschicht die innerste Lage einnimmt und nach außen hin die Nervenschicht sich darüber breitet, wird letztere von den zu den Muskelfasern gelangenden Theilen der Epithelmuskelzellen durchsetzt. Der ganze Gewebscomplex stellt damit ein Epithel vor, dessen Formelemente nach außen den primitiveren Charakter behielten, nach innen zu jedoch in die Anfänge jener anderen Gewebe sich sonderten. In dieser Anordnung ergiebt sich die Muskelschicht als die wahrscheinlich am frühesten entstandene Differenzirung, welcher die Nervenschicht erst folgte, wie sie selbst auch noch in sehr verschiedenartigen Zuständen sich darstellt und auch in ihrer Durchsetzung oder Durchflechtung der inneren Enden der Epithelzellen sich als eine secundäre, erst nach Differenzirung der Muskelzellen aufgetretene Bildung zeigt. Danach dürfte sich das zeitliche Zusammenfallen dieser Sonderung modificiren und beim phyletischen Vorgange den Muskelfasern der Vorrang zukommen, wie ja auch manche ontogenetische Wahrnehmungen dafür zu sprechen scheinen. Das würde aber für die Nervenschicht nicht eine absolute Neubildung ergeben, sondern nur *eine spätere Differenzirung ihrer im Ectoderm bereits vorhandenen Formelemente.*

Sehen wir so das uns zunächst interessirende Muskelsystem in der Gestalt einer einfachen Schicht der Körperwand auftreten, so können wir daran auch manche *Sonderungen* anknüpfen, wie sie unter den Cölenteraten bestehen. Solche Sonderungen können bald in einer Verstärkung der Muskulatur sich aussprechen, bald wieder in einer Beschränkung derselben auf gewisse Regionen, so dass andere ohne Muskulatur sind (z. B. die Oberfläche des Schirmes der Medusen). In der Ausbildung erscheint, wenn auch nur von localer Bedeutung, eine *Faltung*, die uns in entfernteren Zuständen beschäftigen wird. Die locale Vermehrung der Fasern behält den durch die Abstammung vom Epithel erworbenen Charakter einer Lamelle bei, aber diese Lamelle legt sich mit der Vermehrung ihrer Elemente in Anpassung an den Raum in mehr oder minder breite Falten, die, an einander geschlossen, eine starke Muskelschicht zusammensetzen können.

Auch von Seite des Entoderms kommt es bei Cölenteraten zur Entstehung einer Muskelschicht. Sie folgt dem Darmsystem und bietet bei niederen Cölenteraten, aber auch noch bei Actinien, ringförmige Züge, deren wir hier nur gedenken, weil sie mit der ectodermalen Muskulatur in functionellem Zusammenhang stehen bei den Bewegungen des Körpers.

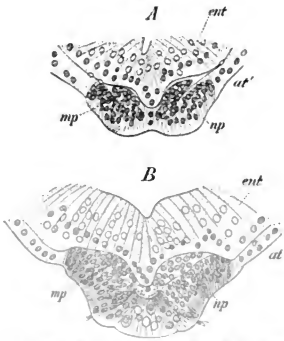
In dieser Schilderung liegen die Grundzüge des ersten Auftretens des Muskelsystems, wobei sein Hervorgehen aus dem Ectoderm und sein nicht bloß räumlicher Anschluss an das Nervensystem den wichtigsten Punkt bildet.

Vom Hautmuskelschlauche und seinen Differenzirungen.

§ 169.

Die Sonderung der Muskulatur des Körpers aus dem Ectoderm tritt fernerhin nicht mehr allgemein in der Deutlichkeit auf, die bei Cölenteraten geboten war, allein es bestehen oftmals noch die Anklänge an diese Beziehungen. Die Muskulatur ist mit dem Integument in engster Verbindung und bildet mit ihm einen *Hautmuskelschlauch*, und zweitens ist in einzelnen Fällen der primitive Sonderungsvorgang noch vollkommen deutlich erhalten. Dieser ergiebt schon bei den *Platyhelminthen* durch mehrfache Schichtung eine Complication, wobei die Schichten theils eine Längs-, theils eine Querrichtung der Muskelfasern bieten und auch mit schrägen Faserschichten gemischt sind. Zu dieser mehr oberflächlichen Muskulatur tritt noch eine das Körperparenchym dorsoventral durchsetzende, welche ihre Elemente an beiden Enden sich verzweigen lässt.

Fig. 387.



A, B Theile von frontalen Längsschnitten der Larve von Lopadorhynchus. *at, at'* Ectoderm. *ent* Entoderm. *np* Nervenplatte. *mp* Muskelplatte. (Nach KLEINENBERG.)

In dieser Hinsicht sind die an einem *Annelid* nachgewiesenen (KLEINENBERG) ontogenetischen Befunde außerordentlich lehrreich. In einem Stadium, welches Ecto- und Entoderm noch an einander geschlossen darbietet, erscheint ventral eine ectodermale Verdickung, die sich in der Länge des noch sehr kurzen Larvenkörpers erstreckt. In der Ectodermverdickung findet vornehmlich an beiden Seiten ein bedeutender Vermehrungsprocess der Formelemente statt, und es kommen so zwei, reichere Elemente enthaltende Strecken zur Sonderung, die das Bauchmark repräsentirenden Neuralplatten. Diese befinden sich noch in völliger Continuität mit dem Ectoderm (Fig. 387). Von den Nervenplatten geht nun ein Auswandern von

Zellen nach innen zu vor sich, oder mit anderen Worten, es gelangt ein Theil des die Neuralplatten zusammensetzenden Materials nach dem Entoderm zu, wobei das letztere mit einem Vorsprunge die beiderseitig vorgewucherten Zellenmassen scheidet. Die letzteren schnüren sich, allmählich umfänglicher geworden, von ihrer ectodermalen Bildungsstätte ab und stellen die *Muskelplatten* vor, die also auch hier noch ein Product des Ectoderms sind, an einem Abschnitte, welcher auch die Nervenplatten entstehen lässt. Da die letzteren aber die zuerst aus dem Ectoderm sich sondernden Theile sind, sind die Muskelplatten die Producte der Nervenplatten. Die Muskelplatten bilden aber die Anlage der gesammten Muskulatur.

In der Anordnung der Formbestandtheile viel einfacher, allein in dem Baue der letzteren mit manchen Eigenthümlichkeiten, erscheint die Muskulatur der *Nemathelminthen*, die nur aus Längsfasern besteht. Letzteres wiederholt sich auch bei einer kleinen Abtheilung der *Annulaten*, welche im Übrigen eine mehrfache Schichtung von Ring- und Querschichten besitzen. Die Längsfaserschicht zeigt dabei eine Trennung in bestimmte Züge, während die Ringschicht continuirlich ist, und bei den Sipunculiden tritt noch eine intermediäre schräge Faserschicht hinzu. Die schon hieraus ersichtliche Mannigfaltigkeit wird noch erhöht durch den Einfluss gewisser vom Integument ausgehender Bildungen. Der Hautmuskelschlauch ist unvollständig, wo Gehäuse- und Schalenbildungen vom Integument aus entstanden sind. Erstere treffen wir bei den *Bryozoen*, und die Muskulatur dann in localer Beschränkung, zu Retractoren verwendet oder auch andere Einrichtungen bildend, wie solche zum Hervorstrecken des tentakeltragenden Körpertheiles. Auf ähnliche Art ist auch bei den *Brachiopoden* die Ausbildung besonderer, meist sehr bedeutender Muskeln aufzufassen, welche das Schließen und Öffnen der beiden Schalenklappen bewerkstelligen oder der Bewegung der Arme dienen, während am Stiele eine einfache Längsmuskulatur vorkommt.

Während solche Differenzirungen den gesammten Organismus betreffen, kommt anderen eine auf gewisse Örtlichkeiten beschränkte Bedeutung zu.

Locale Ausbildungen der Körpermuskulatur betheiligen sich an mancherlei speciellen, den einzelnen Abtheilungen zukommenden Einrichtungen. Wir nennen als Beispiele die Saugnapfgebilde der Trematoden und Cestoden, auch der Hirudineen. Mehr vom Integument beherrscht sind die Differenzirungen der Muskulatur an den Parapodien der Chätopoden, bei welchen es zur Sonderung bestimmter Gruppen von Muskelfasern und damit zu einzelnen Muskelindividuen kommt.

Der Hautmuskelschlauch bildet auch bei den *Mollusken* eine den Organismus beherrschende Einrichtung, die aber selbst wieder von reinen Integumentgebilden beherrscht wird. Die *Solenogastren* zeigen ihn am wenigsten verändert und bieten damit im Allgemeinen eine Verknüpfung mit niederen Zuständen, wenn auch in der Sonderung einer dem Fuße der Gastropoden vergleichbaren Fläche der ventralen Körperregion an der Muskulatur eine Veränderung erfolgt ist. Unmittelbar unter dem Körperepithel lagern die Muskelschichten. Circuläre, schräge und longitudinale Fasern folgen von außen nach innen auf einander, und von den ersteren

geschieht eine Abzweigung zur Furche, welche den Fuß vorstellt. Diese schlagen eine dorsoventrale Richtung ein. Dieser Hautmuskelschlauch ist aber nicht streng nach innen zu abgegrenzt, und es treten von ihm auch nach innen Züge ab.

Die bei den *Chitonen* von der Rückenfläche des Integuments ausgehende Bildung mehrfacher Schalenstücke verleiht der ventralen Körperfläche eine erhöhte Bedeutung für die Locomotion, und hier kommt eine bedeutendere Muskelmasse zur Ausbildung. Diese lässt jene Fläche als gesonderten Körpertheil erscheinen, der als *Fuß* benannt wird. In ihm treten nicht nur von der Dorsalfläche kommende Züge zusammen, sondern auch eine innere Längsmuskelschicht hat sich im Gegensatze zu anderen Regionen zu größerer Selbständigkeit ausgebildet. Die Entfaltung der einheitlichen Schale bei den *Gastropoden* bringt den Unterschied zwischen dorsalem und ventralem Abschnitte des Hautmuskelschlauches zur schärferen Ausprägung. Die Muskulatur hat an dem von der Schale bedeckten, mit der letzteren vielerlei Umgestaltungen eingehenden Theile, dem Mantel, Rückbildung erfahren und erhält sich bedeutender nur im Mantelrande fort. Aber der Fuß bleibt der muskulöseste Theil des Körpers und bietet mannigfaltige Umgestaltungen.

Die Beziehung des Körpers zur Schale lässt noch eine neue Einrichtung entstehen, welche bei Fissurella beginnt. Hier finden sich vorn jederseits zwei verticale Muskeln, die zum Schalenrande emportreten und daselbst inseriren. Es sind ähnliche Bildungen, wie sie im ganzen Hautmuskelschlauche schon den Solenogastren zukommen. Hier erscheinen sie auf einen minderen Raum zusammengezogen und stellen Depressores conchae vor, indem sie dem mit dem Fuße festsitzenden Thiere die Schale inniger anziehen. Bei Haliotis bedingt die Asymmetrie der Schale, die sich rechterseits mehr als links ausbildet, eine mächtigere Ausbildung des rechten Muskels und eine Rückbildung des linken. Der erstere gewinnt eine bedeutende Ausdehnung nach dem Fuße zu, tritt daselbst auch nach links über und erlangt eine ausgedehntere Verbindung.

Aus diesem Muskel geht der Spindelmuskel, *M. columellaris*, hervor, welchen alle schalentragenden Prosobranchier und Pulmonaten besitzen. Er ist im Gehäuse innerhalb der ersten Windung befestigt und begiebt sich längs der Spindel des Gehäuses durch alle Windungen des letzteren zum Fuße, wo er ausstrahlend sein Ende erreicht. Bei den deckeltragenden Prosobranchiern nimmt der sogenannte Deckel einen Theil des Spindelmuskels auf, oder der Muskel begiebt sich zum größten Theil an den Deckel. Bei den Pulmonaten ist der Muskel in zwei neben einander liegende Partien gesondert, welche im vorderen Theil des Körpers theils nach dem Fuße zu, theils im Kopfe an verschiedene Organe ausstrahlen. Der Muskel besorgt allgemein die Einziehung des Körpers in das Gehäuse.

Von einer dorsoventralen Muskulatur sind auch die beiden Muskelbänder ableitbar, welche bei den *Scaphopoden* vom Ende des röhrenförmigen Gehäuses sich zu dem wiederum in anderer Art umgebildeten Fuße begeben, wo sie ausstrahlen. Auch den *Lamellibranchiaten* kommen ähnlich sich verhaltende Muskeln zu. Sie verlaufen dorsal von der Schale aus, meist in ein vorderes und ein hinteres Paar gesondert, unter Durchkreuzung zum Fuße, so dass der vordere Retractor nach hinten,

der hintere nach vorn gelangt. Außer dem Fuße zeigt aber auch der Mantel eine Muskelentfaltung. In der von den Schalen bedeckten Strecke desselben ist sie größtentheils rudimentär, bedeutend dagegen am Mantelrande, wo eine bestimmte Zone durch in verschiedener aber regelmäßiger Anordnung verlaufende Muskelzüge ausgezeichnet ist. Von dieser Zone aus nimmt die Ausbildung der in der Ökonomie vieler Lamellibranchiaten eine wichtige Rolle spielenden *Siphonen* ihren Ausgang. Eine andere, neue Sonderung kommt gleichfalls der Mantelmuskulatur zu, an der von den Schalenklappen bedeckten Strecke. Sie besteht in den aus transversalen Muskeln hervorgegangenen *Schließmuskeln* der Schalenklappen. Diese verlaufen quer oder auch etwas schräg an der Rückenseite des Körpers von einer Schalenklappe zur anderen und nehmen direct an den letzteren Befestigung. Es sind meist zwei solcher Muskeln vorhanden (Dimyarier), die als ein vorderer und ein hinterer unterschieden werden. Bei manchen ist der vordere nur unbedeutend und der hintere hat das Übergewicht gewonnen (Mytilus). Dieser hintere Schließmuskel ist bei den Monomyariern (Pecten, Avicula, Ostrea) der einzige und mehr gegen die Mitte der Schalenklappen inserirt.

So sind in verschiedenen Abtheilungen der Mollusken aus dem Hautmuskelschlauche gesonderte Partien zu einzelnen Muskeln geworden, welche bedeutend an Umfang und wichtig in der Function sich erwiesen. Allein dieser gesonderten Muskeln sind nur wenige, wenn wir von einzelnen, verschiedenen Organen durch deren Zusammenhang mit dem Hautmuskelschlauche zugetheilten, sehr verschiedenartig sich verhaltenden Muskelbildungen absehen.

In Vergleichung mit den übrigen Mollusken steht die Muskulatur der Cephalopoden auf einer höheren Stufe, in so fern eine größere Anzahl wenigstens theilweise gesonderter Muskeln besteht und auch im Mantel eine schichtenweise Anordnung des Muskelgewebes vorkommt. *Die Sonderung von inneren Stützgebilden bedingt den höheren Differenzirungsgrad der mit ihnen verbundenen Muskeln.*

Bei den Tetrabranchiaten (Nautilus) bestehen zwei mächtige Retractoren, welche lateral in der Wohnkammer der Schale entspringen und am Kopfknorpel befestigt sind. Solche Retractores capitis sind noch bei den Dibranchiaten vorhanden, aber jederseits durch mehrfache Muskeln vertreten. Sie entspringen noch theilweise von der Kapsel des Schalenrudiments (Enoploteuthis, Onychoteuthis). An die Retractores capitis seitlich angeschlossene Bündel gelangen zum Trichter und stellen einen Depressor desselben vor. Nach Maßgabe der Ausbildung der Trichterklappe strahlt ein Theil des Muskels in diese aus. Durch Verbindung der Retractores capitis unter einander und Verlauf derselben in der Haut des Eingeweidesackes kommt allmählich eine muskulöse, einen Theil der Leibeshöhle mit der Leber umschließende Kapsel zu Stande, die Leberkapsel, welche bei Sepia am vollständigsten ist. Da die Muskulatur in ihr von hinten nach vorn zu zusammentritt, ist die Kapsel nach hinten zu offen.

Zum Trichter gelangt noch vom Nacken her ein schon bei Nautilus vorhandener Muskelzug, der als M. collaris bezeichnet wird. Außerdem bestehen noch mehrfache Adductores infundibuli, die zum Theil vom Kopfknorpel entspringen.

An diesem Skeletgebilde hat auch die Muskulatur der Arme ihre Befestigung, so weit sie nicht durch Muskeln gebildet wird, welche den Armen selbst angehören.

§ 170.

Neue, vom Ectoderm ausgehende Bildungen rufen neue Sonderungen des Hautmuskelschlauches hervor. Es ist das Hautskelet der Arthropoden, welchem die Muskulatur sich anpasst, indem sie an demselben Befestigung nimmt, woraus eine unendliche Zahl von Sonderungen hervorgeht. Dieser Einfluss des Verhaltens des Integuments auf die Muskulatur bestätigt sich auch durch das Gegentheil in dem Falle der *Protracheaten* (Peripatus), denen das chitinöse Hautskelet fehlt. Hier tritt der Hautmuskelschlauch noch in seinem vollen Umfange auf und zeigt sich in seiner Zusammensetzung aus einzelnen, durch verschiedenen Faserverlauf ausgezeichneten Schichten im Einklange mit dem Verhalten der Annulaten unter den Würmern. Auch die Beschaffenheit der Formelemente der Muskulatur stimmt mit jenen überein, indess sie bei allen übrigen in der sogenannten Querstreifung den höheren Zustand besitzt.

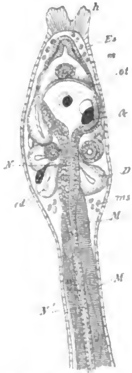
Die Gliederung des Hautskelets der *Crustaceen* wie der *Tracheaten* in metamere, durch weichere Strecken zusammenhängende und dadurch gegen einander bewegliche Abschnitte entspricht der Sonderung der Muskulatur. An dieser besteht im Allgemeinen ein dorsaler und ein ventraler Abschnitt, deren jeder in zwei seitliche Hälften getheilt ist. Wo die Körpermetameren sich mehr gleichartig verhalten, zeigt sich die Muskulatur in gleichmäßiger Vertheilung an jene. Bei Crustaceen sind von einheitlichen Längsmuskelbündeln einzelne Theile abgezweigt, die an den Segmenten des Hautskelets sich inseriren. In der streckenweisen Einheit der Bündel spricht sich noch ein Theil des primitiven Zustandes aus. Dieser ist mehr alterirt bei den Tracheaten, indem zwar noch über eine Anzahl von Metameren sich erstreckende Bündel vorhanden sind, aber diese nehmen unterwegs Insertion und sind dadurch selbst in metamerer Gliederung. Nur selten kommen noch direct verlaufende Längsmuskelzüge vor. Mehr noch als an der immer zu innerst liegenden Längsmuskulatur spricht sich die metamere Sonderung an verschiedenartig schräg angeordneten Zügen, die vom Skelet beherrschte metamere Umbildung aus. Damit gehen aus den gesonderten Zügen einzelne Abschnitte hervor, die in ihrer räumlichen Abgrenzung und bei der ihnen zukommenden bestimmten Function als »*Muskelindividuen*« aufzufassen sind. Sie wiederholen sich gleichartig zwischen gleichartigen Metameren.

Bei größeren einheitlichen, aus Summen von Metameren entstandenen Körperabschnitten ist auch die Muskulatur bedeutender verändert und nicht minder entspringen für sie aus ihrem Übertritte in die Gliedmaßen viele Modificationen. Für die Concrescenz solcher Abschnitte, wie sie im Cephalothorax der Crustaceen und bei den Tracheaten in mannigfacherer Combination von Körpermetameren bestehen, ist gleichfalls die Muskulatur in Anspruch zu nehmen, indem zu Gliedmaßen tretende, voluminöser sich gestaltende Muskelmassen ihre Ursprungsstellen im Körper über den Bereich der betreffenden primitiven Metameren sich erstrecken

ließen, unter Reduction der letztere bewegenden Muskeln. An den Gliedmaßen selbst kommt durch die in deren Innerem verlaufende, mit den Segmenten des Hautskelets sich verbindende Muskulatur eine im Allgemeinen mit dem Rumpfe übereinstimmende Einrichtung zu Stande. Unterstützt und erhöht wird die Wirkung der Muskulatur durch innere Fortsatzbildungen des Hautskelets, durch welche bald die Ursprungs- oder die Insertionsstellen der Muskeln vergrößert, bald die Hebelarme verlängert werden, auf welche die Muskeln wirken.

Die *Auflösung des Hautmuskelschlauches hat zu einer Vervollkommnung des Bewegungsapparates geführt.* Es sind nicht mehr unbestimmt abgegrenzte Hautstellen, auf denen die Muskelwirkung sich vertheilt oder von denen sie ausgeht, sondern an beiden Enden bieten sich der Muskulatur für ihre Bestandtheile feste Punkte. Daraus entspringt die Sonderung jener Bestandtheile, und die Auflösung der vorher zusammenhängenden Muskelmassen in Einzelmuskeln ist das Ergebnis. Bestimmtere und präcisere Leistung ist daran geknüpft und diese Erhöhung der Function äußert sich auch in größerer Energie, die wieder in der bereits oben beregten histologischen Umgestaltung der Formelemente Ausdruck findet.

Fig. 388.



Vordertheil einer Ascidienlarve (A. mamiliata) mit dem Anfange des Schwanzes. *N* Nervensystem mit der Sinnesblase. *N'* Medullarrohr. *M* Muskelzellen. *ot* Gehörorgan. *Oc* Auge. *Es* Endostyl. *m* Eingang zur Athemhöhle. *D* Darmcanal. *ed* Enddarm. *ms* Mesenchymzellen. *h* Haftpapillen. (Nach KOWALEWSKY.)

Noch ein Verhalten der Muskulatur verdient besondere Beachtung, wenn es auch nicht direct als ein Hautmuskelschlauch sich darstellt. Es trifft sich bei den Tunicaten. Die außerordentlich mannigfaltigen, bei den einzelnen Abtheilungen derselben bestehenden Zustände der Organisation knüpfen mehr oder minder deutlich an Befunde an, welche bei einem Theile nur im Verlaufe der Ontogenese, während des sogenannten Larvenzustandes und auch da nicht allgemein bestehen (Ascidien), bei einem anderen gänzlich überwunden zu sein scheinen (Thaliaceen) und nur in einer kleinen Abtheilung auch in den Dauerformen vorhanden sind (Copelata). Die bei diesen waltende, phylogenetisch älteste Tunicatenorganisation, die auch bei den Ascidienlarven wiederkehrt, wird zum Anlass, an beiden die Betrachtung der Muskulatur vorzunehmen. Am Körper jener sind zwei große Abschnitte zu unterscheiden. Der vordere umfänglichere enthält die Mehrzahl der Organe, unter der ein der Athmung dienender Raum als ein Theil des Darmsystems der umfänglichste ist. Aus diesem Vordertheil des Körpers oder dem Rumpfe setzt sich ein längerer Abschnitt nach hinten fort, der bei Ascidienlarven die Verlängerung der Körperachse einnimmt, während er bei Copelaten sich vom Vordertheil abgesetzt zeigt. Er erscheint damit wie ein Anhang des letzteren (daher Appendicularien), bei Ascidienlarven dagegen als eine directe Verlängerung

des Körpers. Da er auch das eigentliche Locomotionsorgan vorstellt, hat man ihn als Schwanz unterschieden.

In beiden Körpertheilen kommt Muskulatur zur Ausbildung. Im Rumpfe entsteht eine im Ganzen der Athemhöhle functionell zugetheilte, vorzüglich in Ringzügen sich darstellende Muskulatur, deren specielles Verhalten wir hier übergehen müssen, nur das bemerkend, dass sie es ist, welche auch den ausgebildeten Ascidien zukommt und in den anderen Abtheilungen der Tunicaten eine große Bedeutung empfängt (Cyclomyarier, Thaliaceen). Dagegen müssen wir den Blick auf den hinteren Abschnitt etwas genauer richten. In diesen »Schwanz« setzt sich von vorn her die Anlage des centralen Nervensystems (*N*) oberhalb der Chorda dorsalis verlaufend fort, während ventral auch eine Fortsetzung der Darmanlage in verschiedenem Maße vorhanden ist. Obwohl diese beiden Organe Veränderungen erfahren, wie ja der gesammte Anhang in verschiedenem Maße sich ausbildet, um bei Ascidienlarven einer Rückbildung zu verfallen, so ist es doch bedeutungsvoll, jene beiden Organe in solcher Lagebeziehung zur Chorda anzutreffen.

An diesem Schwanze kommt Muskulatur zur Ausbildung. Sie entsteht aus einer vom Rumpfe herstammenden mesodermalen Gewebsschicht, von welcher Zellen die Chorda seitlich umlagern und auch seitlich ans Nervensystem sich anschließen. Von diesen Elementen (Fig. 388 *M*) in einfacher Lage werden contractile Fibrillen abgeschieden, die eine wenn auch undeutliche Querstreifung bieten. Bei den *Appendicularien*, deren Schwanz erhalten bleibt, nimmt diese zu einer breiten bandartigen Masse gestaltete Muskulatur allmählich einen metameren Charakter an. Solcher scharf abgegrenzter Myomeren sind 10 bei Oikopleura und Fritillaria unterschieden (Langerhans). Jedes Myomer correspondirt mit einem der Ganglien, welche aus der Fortsetzung des Centralnervensystems auf die Länge des Schwanzes entstanden sind, und empfängt von daher einen Nerv. In der Gesammtheit dieser Einrichtungen bieten die Organe eine in allen Hauptzügen mit dem Verhalten der niedersten Zustände der Wirbelthiere übereinstimmende Disposition.

Vom Muskelsystem der Wirbelthiere.

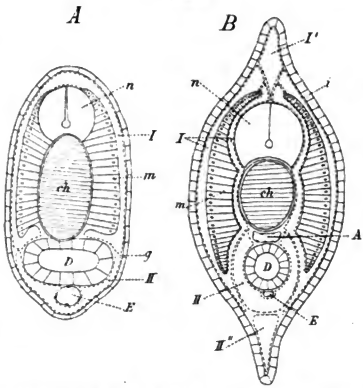
Niedere Zustände.

§ 171.

Wie bereits bei den Wirbellosen die primitive Genese der Muskulatur in eine Umgestaltung übergegangen war, dergestalt, dass die Anlage nicht mehr direct vom Ectoderm aus erfolgte, so trifft sich auch bei den Vertebraten die Muskulatur ontogenetisch ans Mesoderm geknüpft. Wir betrachten diese Verhältnisse bei *Amphioxus*, zugleich mit anderen mesodermalen Sonderungen, um später auch für andere Organsysteme Anschlüsse zu gewinnen. Dabei folgen wir Hatschek's Darstellung (vergl. Fig. 389). Die mesodermalen Ursegmente geben der Metamerie des Körpers Ausdruck, sie sind durch eine epitheliale Schicht repräsentirt, welche

einen Hohlraum, das primitive Cölom, umschließt. Jedes Ursegment erstreckt sich dorsal zur Seite des Medullarrohres und der Chorda, ventral zur Seite des Darmes. Eine Theilung sondert den oberen vom unteren Abschnitte, wobei die obere Portion den Urwirbel, die untere die Seitenplatte darstellt. Jeder umschließt auch einen Abschnitt des Cöloms. An den Urwirbeln erhält sich die Trennung fort, an den Seitenplatten geht sie verloren, und damit wird auch ihr Cölom zu einem einheitlichen, welches nach späterem Schwunde des ventralen Septums, von beiden Seiten her zusammenfließend, das den Darm großentheils umgebende *Splanchnocöl* (*II*) vorstellt. Der an den Urwirbeln gebliebene Theil der Höhlung ist das *Myocöl* (*I*). Die Wand wird parietal zu dem ans Ectoderm angeschlossenen *Cutisblatt*, medial der Chorda und dem Medullarrohr angeschlossen durch höhere Epithelzellen zum *Muskelblatt* (*Myotom*, *Myomer*) (*m*). An seinem unteren Ende geht das Muskelblatt noch auf die nur vom Entoderm gebildete Darmanlage über und von da erst ins Cutisblatt. Diese Strecke wird als *Scleroblast* (Sclerotom) unterschieden. Die auch an den Seitenplatten vorhandenen beiden Lamellen stellen medial oder visceral die Splanchnopleura, parietal die Somatopleura vor.

Fig. 389.



Querschnitte durch Larven von **Amphioxus**. Schematisch. *n* Nervensystem. *ch* Chorda. *D* Darm. *I*, *I'* Myocöl. *II*, *II''* Splanchnocöl. *m* Myotom. *A*, *E* Gefäße. *g* Umschlagstelle. *i* Cutisblatt. (Nach HATSCHEK.)

Wir haben diesen Vorgang in seinen Hauptpunkten genau wiedergegeben, um dadurch auf den langen Weg zeigen zu können, welcher zur Production der Muskelanlage führt. Er lässt den Abstand ermessen, der sich niederen Zuständen gegenüber, wie sie oben von einem Annelid (Lopadorhynchus) gegeben wurden, herausstellt. Von den alten genetischen Beziehungen zwischen Muskel und Nerv ist nichts mehr vorhanden, und nur der Umstand, dass die Muskelplatte dorsal entsteht, in der Nachbarschaft des gleichfalls dorsal sich anlegenden Nervensystems, verweist auf frühere Verhältnisse, die im Ganzen cänogenetisch umgestaltet sind.

An dem Muskelblatte geht die Abscheidung von Muskelfibrillen vor sich, derart, dass jede Zelle basal eine solche Fibrille abscheidet und in der Fortsetzung

dieses Processes eine Menge solcher in Lamellen bei einander liegend producirt. Die Fibrillen sind sämmtlich im Längsverlaufe, und die sie abscheidenden Zellen des Muskelblattes liefern immer neuen Zuwachs der Fibrillenschichten, die das gesammte Myomer sich dorsal und ventral ausdehnen lassen. Dabei schiebt sich aber der Scleroblast weiter an der Chorda empor und umfasst jederseits die Chorda und auch das Medullarrohr, so dass das Myomer von beiden abgedrängt wird und zugleich eine mediale Überkleidung empfängt (Fig. 389 *B*). Letztere bildet das *Fascienblatt*, erstere das *skeletogene Blatt*, aus welchem die fibrilläre Chordascheide hervorging. Auch das Cutisblatt hat sich dorsal und ventral weiter erstreckt. Es betheiligt sich beiderseits dorsal an der Auskleidung einer medianen Höhle, die in den Flossensaum sich erstreckt, und ventral begiebt es sich, zwischen Somato- und Splanchnopleura fortgesetzt, als Duplicatur gegen die ventrale Medianlinie und wird hier mit dem anderseitigen zur Auskleidung einer ähnlich wie dorsal im ventralen Flossensaume befindlichen Höhlung verwendet.

Diese Vorgänge gewinnen in der Kiemenregion des Körpers eine etwas andere Gestaltung für die ventralen Theile, worauf wir bei anderem Anlasse wieder eingehen müssen. Das Verhalten des Muskelblattes ist im gesammten Körper das gleiche. Die metamer geordnete Reihe der Myomeren empfängt für letztere eine Scheidung durch bindegewebige Septa (*Myocommata*), welche den in jedem Myomer enthaltenen Muskeltheilen zur Befestigung dienen.

Die Myomeren verhalten sich gleichartig in der ganzen Länge des Körpers. Am vorderen Körpertheile beginnend, erstrecken sie sich über die gesammte Kiemenregion und von da bis zum Schwanze. Das ist ein sehr wichtiger Punkt, auf welchen wir wieder zurückkommen. Mit der beregten dorsalen und ventralen Ausdehnung der Myomeren tritt am ventralen Abschnitte derselben eine Verschiebung ein, so dass die Myocommata nicht mehr rein vertical zur Längsachse des Körpers stehen. Auch dorsal ist eine ähnliche, aber mindere Verschiebung bemerkbar. Dann erscheint das Myocomma oberflächlich als eine im Winkel gekrümmte Linie, deren Spitze nach vorn sieht. Noch eine andere Veränderung betrifft die Lage der Myomeren. Sie sind bei ihrer ersten Entstehung aus den Urwirbeln wie diese in streng bilateral symmetrischer Anordnung. Aus dieser gelangen sie allmählich in Asymmetrie, so dass weder Myomeren noch Myocommata der einen Seite jenen der anderen Seite entsprechen, ein Verhalten, welches mit anderen, zum größten Theil aus den Lebensverhältnissen entspringenden Asymmetrien des Amphioxus im Zusammenhang steht und keinen primitiven Zustand vorstellt. *Jedes Myomer repräsentirt aber eine Einheit*, da es in seinem Aufbaue aus Fibrillenlamellen eine *gleichartige* Zusammensetzung besitzt.

Die Körpermuskulatur bildet in ihrer Vertheilung auf beide Körperhälften eine jederseits durch die Myocommata zusammenhängende Masse, einen *Seitenmuskel* des Körpers, dessen Thätigkeit die Bewegungen des Körpers bedingt. An der Kiemenregion erstreckt sich der Muskel in die Wand des Peribranchialraumes, *ohne mit den Kiemen selbst directe Beziehungen zu besitzen*. Außer dieser Muskulatur bestehen noch einzelne Muskelbildungen, welche anderer Abstammung sind.

Da sie für jetzt noch keinen Anhalt zu einer Vergleichung bieten, müssen wir hier von einer Darstellung derselben Umgang nehmen und erwähnen nur eines queren, ventral in der Kiemenregion im Bereiche des Peribranchialraumes verbreiteten Muskels (*M. transversus*). Er gehört der Innervation gemäß der visceralen Muskulatur an. Auch den Cirren am Munde kommen Muskeln zu.

Kann man auch physiologisch die beiden Seitenkörpermuskeln dem Hautmuskelschlauche der Wirbellosen vergleichen, so ist doch morphologisch eine andere Bildung gegeben, indem die Myomeren bei Amphioxus sogleich als discrete Einheiten auftreten. An der Muskulatur der Arthropoden kommen auch bei der Auflösung des Hautmuskelschlauches in metamere Abschnitte noch Reste der continuirlichen Muskulatur vor, wenn auch nur an einem Theil der Körpermetameren; und bei den Tunicaten erweist sich die allein mit dem Verhalten von Amphioxus vergleichbare Muskulatur des Caudaltheils, wo sie eine dauernde Einrichtung bildet, erst *secundär* in metamerer Gliederung. Ontogenetisch besteht aber eine bedeutende Differenz, und das Verhalten von Amphioxus knüpft nicht an den Befund der Ascidienlarven, sondern an den bei Copelaten an, und zeigt den hier erworbenen Zustand als einen ererbten, in welchem die Muskulatur schon in Myomeren gesondert zur Anlage gelangt. Die darin liegende Cänogenese drückt die weite Entfernung aus, in welcher die niedersten Vertebraten von jenen Tunicaten sich befinden.

HATSCHEK op. cit.) und Über den Schichtenbau des Amphioxus. Anat. Anz. Bd. III. Ferner M. FÜRBRINGER, Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier etc. Festschr. f. GEGENBAUR. 1896. Bd. III. S. 646.

Indem wir oben die Abscheidung von contractilen Fibrillen an der Basalseite epithelartig angeordneter Zellen mit dem bei Cölenteraten bestehenden Vorgange (S. 596) verglichen, zeigt sich die Verschiedenheit, dass dort die Epithelmuskelzellen im ectodermalen Verbande bleiben, während sie bei den Vertebraten dem Mesoderm zugetheilt sind. Da aber das Mesoderm selbst eine secundäre, bereits in den über den Cölenteraten stehenden Abtheilungen der Wirbellosen sich entfaltende Organisation ist, wird die Veränderung auf Rechnung dieser Neugestaltung gesetzt werden müssen, für welche die Zwischenstufen uns unbekannt sind. Trotz der überaus weiten Entfernung, in welcher die Vertebraten von den Cölenteraten sich finden, wird aber doch die Vergleichung wenigstens in Bezug auf die histologischen Vorgänge nicht abzulehnen sein, denn der Vorgang ist jedenfalls in beiden ein homologer. Darauf hin darf angenommen werden, dass die Epithelmuskelzellen der Cölenteraten bei den Vertebraten in die mesodermalen Elemente des Muskelblattes übergegangen sind, welche die dort begonnene Fibrillenabscheidung in großem Maßstabe fortsetzen. Dabei bleibt aber noch ein Punkt zu berücksichtigen. Wir hatten den Epithelmuskelzellen auch eine Leitung zugesprochen für den Reiz, den sie von dem bereits gesonderten Nervensystem oder vielmehr von dem solches vorstellenden Gewebe empfangen und auf die contractile Fibrille übertragen. In dieser Beziehung zeigten sie sich nicht als reine Epithelmuskelzellen, wie sie denn auch als Neuromuskelzellen aufgefasst sind. Dieses darf in Zusammenhang gebracht werden mit dem Verhalten der Muskelfaser zum Nerv. Wir wissen, dass bei Wirbelthieren eine Nervenfaser nicht nur in die Muskelfaser sich fortsetzt, sondern dass auch ihre Substanz sich in der interfibrillären Substanz der Muskelfaser verbreitet, jedenfalls hier ohne sichere Abgrenzung getroffen wird. Es besteht hier ein

continuirlicher Zusammenhang, und auch in der Muskelfaser sind noch Substanzen vorhanden, welche eine enge Beziehung zum Nerven ergeben. Daraus ergiebt sich wieder eine Verknüpfung mit jenen niederen Befunden.

Für die Literatur bezüglich der Differenzirungen der Muskulatur führe ich an: GRENACHER, Beitr. z. näheren Kenntnis der Muskulatur der Cyclostomen und Leptocardier. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVII. KAESTNER, Über d. allg. Entw. der Rumpf- und Schwanzmuskulatur bei Wirbelthieren, mit bes. Berücksicht. d. Selachier. Arch. für Anat. 1892. F. MAURER, Die Elemente der Rumpfmuskulatur bei Cyclostomen und höheren Wirbelthieren. Ein Beitr. z. Phylogenie. Morph. Jahrb. Bd. XXI. Aus dieser von vergleichenden Gesichtspunkten ausgehenden Abhandlung, welche obiger Darstellung großentheils zu Grunde liegt, ist auch die übrige Literatur zu ersehen.

Bezüglich der Hülfsapparate des Muskelsystems verweise ich auf mein Lehrb. d. Anat. des Menschen. 6. Aufl. I. S. 333.

Schriften über das Muskelsystem.

Außer einem Theile der beim Skeletsystem oder für die Anatomie der Vertebraten angeführten Schriften s. ST. J. BROOKS, On the Morphology of Extensor muscles. Studies from the Mus. of Dundee. 1889. A. SCHNEIDER, Zur frühesten Entwickelung, besonders der Muskeln der Elasmobranchier. Zoolog. Beiträge. Herausgegeben v. SCHNEIDER. Bd. II. G. M. HUMPHRY, Observations on Myology, including the Myology of Cryptobranchus, Lepidosiren, Dog fish, Ceratodus and Pseudopus Pallasii, with the nerves of Cryptobranchus and Lepidosiren and the disposition of Muscles in vertebrat animals. Cambridge and London 1872. ST. GEORGE MIVART, Note on the Myology of Menopoma alleghaniense. Myol. of Menobranchus lateralis. Proceed. Zoolog. Soc. 1869. Myology of Iguana tuberculata. Ibidem. HÜBNER, De organis. motoriis Boae caninae. Diss. Berol. 1815. E. d'ALTON, Beschr. d. Muskelsystems von Python bivittatus. Arch. f. Anat. u. Phys. 1834. H. BUTTMANN, De musculis Crocodili. Diss. Halae 1826. C. SMALIAN, Beiträge zur Anat. d. Amphisbaeniden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLII. E. ALIX, Appareil locomoteur des oiseaux. Paris 1871. AL. MACALISTER, The myology of the Chiroptera. Philos. Transact. 1872. G. CUVIER et LAURILLARD, Anatomie comparée, Recueil de Planches de Myologie. Publ. p. LAURILLARD et MERCIER. 340 plchs. Paris 1850—56. J. MURIE and ST. GEORGE MIVART, Anatomy of the Lemuroidea. Transact. of the Zoolog. Society. Vol. VII. J. MURIE, On the anatomy of Lemuroidea. Proc. Zool. Soc. Vol. VIII. 1665. H. STANNIUS, Beschreibung der Muskeln des Tümmlers (Delphinus phocaena). Arch. f. Anat. u. Phys. 1849. TH. L. W. BISCHOFF, Beitr. z. Anat. des Hylobates leuciscus. Abhandl. der k. bayr. Acad. d. Wiss. II. Cl. Bd. X. Abth. III. CHARLOTTE WESTLING, Beitr. z. Kenntniss d. periph. Nervensystems. Bihang til K. Svensk. Vet. Acad. Handlingar. Bd. IX. 1884. Anatom. Unters. über Echidna. Ibidem. Bd. XV. Afd. IV. Stockholm 1889. ST. G. MIVART, On some points in the anatomy of Echidna hystrix. Transact. Linn. Soc. Vol. XXV. 1866. J. WOOD, A Group of varieties of the muscles of the human Neck, Shoulder and Chest with then transitional Forms and Homologies in the Mammalia. Philos. Transact. 1870. F. G. PARSONS, On the Myology of Sciuromorphine and Hystricomorphine. Proc. Zool. Soc. 1894. L. TESTUT, Les anomalies musculaires chez l'homme expliqués par l'anatomie comparée. Paris 1884. J. H. F. KOHLBRÜGGE, Anat. des Genus Hylobates. In MAX WEBER's Zoolog. Ergebnisse einer Reise nach Ostindien. Bd. I und II. F. G. PARSONS, Myology of Rodents. I. II. Proc. Zool. Soc. 1894. 1896. L. H. F. KOHLBRÜGGE, Muskeln und periphere Nerven der Primaten. Verhandl. Koninkl. Acad. van Wetensch. te Amsterdam. II. Sect. Vorl. V. No. 6. 1897. Die bahnbrechenden Arbeiten M. FÜRBRINGER's siehe weiter unten.

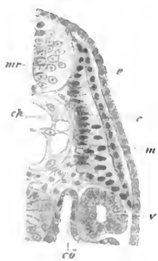
Histologische und organologische Vorgänge.

§ 172.

Der für den ersten Zustand des Muskelsystems bestehende Ausgangspunkt am Urwirbel bleibt im Wesentlichen auch bei den Cranioten erhalten, allein es knüpfen sich für die Entstehung der Formbestandtheile des Muskelsystems bedeutsame Processe daran, welche die niederen Zustände in die höheren überführen. Das epitheliale Muskelblatt behält seine Formelemente nur eine Zeitlang in discretem Verhalten. An ein Auswachsen zu längeren Elementen schließt sich eine Vermehrung der Kerne und ein Verlust der Zellgrenzen, so dass ein Syncytium daraus entspringt. Die Anordnung der Kerne kann dabei noch eine Andeutung der Zellbezirke abgeben.

An einer solchen gegen das Myocöl vergrößerten, aber noch immer oben und unten mit dem Cutisblatte zusammenhängenden Gewebsschicht erscheint bei den *Cyclostomen* (Fig. 390) an der medialen, der Chorda und dem Medullarrohr zugekehrten Fläche eine Faltung, und an den einzelnen Falten, welche parallel mit der Längsachse des Körpers ziehen, findet die Abscheidung in gleicher Weise verlaufender Fibrillen statt, die sich mit dem Auswachsen der Falten immer tiefer in das Syncytium erstrecken. Die Fibrillenbildung beginnt wie bei Amphioxus basal, d. h. an der Fläche des Syncytiums, an welcher die Basen der Zellen bestanden, und indem hier das Plasma des Syncytiums sich vorfaltet, kann man sagen, dass die fibrillenerzeugende basale Fläche damit Ausdehnung gewinnt. Wir wollen hier daran erinnern, dass die in dem niedersten Zustande der Muskelgenese einfache Fibrillenbildung gleichfalls basal an einer Zelle erschien (S. 596), die hier aber noch Epithelmuskelzelle war.

Fig. 390.

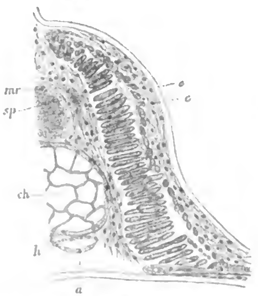


Querschnitt durch den Rumpf einer Larve von Petromyzon. *e* Ectoderm. *mr* Medullarrohr. *ch* Chorda. *cö* Cölom. *v* Vorniere. *c* Cutisblatt. *m* Muskelblatt im Beginne der Faltung. (Nach MAURER.)

Die weiterschreitende Fibrillenbildung, von einer Ausdehnung der abscheidenden Fläche begleitet, zerlegt das Syncytium allmählich in einzelne Abschnitte von bandartiger Form, und indem das Sarkoplasma, d. h. das Plasma des Syncytiums, welches die Fibrillen entstehen lässt, solche immer neu erzeugt, während es selbst noch fortwächst, wird allmählich ein solcher Fibrillencomplex zu einem ansehnlicheren Gebilde. Bindegewebe scheidet die einzelnen von den benachbarten und giebt ihnen eine zunächst nur sie, aber an ihrer gesammten Oberfläche überkleidende Hülle. Solche eine Zeitlang die Myomeren der Rumpfmuskulatur zusammensetzenden Gebilde sind die *Muskelbänder* (MAURER). Sie erstrecken sich, in jedem Myomer über einander gereiht, in dessen Ausdehnung, die Fibrillen in dem oben angegebenen Verlaufe. *Die Muskelbänder repräsentiren somit Einheiten*, aus denen das Myomer sich zusammensetzt, wie es vorher aus

Zellen dargestellt war. *Die bei Amphioxus im Myomer gegebene Einheit ist in diese neuen Einheiten aufgelöst*, nnd diese bilden in ihrer viel bedeutenderen auf ein Myomer kommenden Anzahl einen bei den Cranioten vollzogenen Fortschritt. Der ein Muskelband darstellende Fibrillencomplex enthält in dem ihn durchsetzenden Sarkoplasma auch zahlreiche Kerne, die Abkömmlinge jener, welche, aus den Zellen des Mnskelblattes stammend, sich vermehrt und dem Syncytium zugetheilt hatten. Eine im Bande stattfindende Sonderung lässt nun eine parietale, lateral von einer Oberfläche auf die andere sich erstreckende Sonderung entstehen, und in der von dieser umfassten Masse des Muskelbandes sondern sich wiederum mehrere Lagen des Inhaltes, ohne dass zunächst noch das äußere Bindegewebe daran betheiligt wäre (Ammocoetes). Aber letzteres tritt in Wirksamkeit, indem es zunächst die Parietalschicht in einzelne Portionen zerlegt und Fibrillenbündel daraus gestaltet (Petromyzon). Die das Innere des Muskelbandes einnehmenden Lamellen haben dabei ihre Sonderung vollständiger vollzogen, und an ihrem lateralen Abschnitte sind einzelne Portionen ans dem Zusammenhange gelöst. Auf höherer Stnfe tritt auch zwischen solche Bindegewebe, und wie parietal Fibrillenbündel durch Bindegewebe getrennt wurden, kommt auch an den inneren Lamellen des Muskelbandes durch eindringendes Bindegewebe eine Zerlegung in einzelne Bündel zu Stande (Myxinoiden). Jedes Muskelband ist dann, von Bindegewebe nmschlossen, in eine große Anzahl von neuen Einheiten zerlegt, welche *Muskelfasern* (Primitivbündel der älteren Autoren) vorstellen. Jede dieser Fasern ist von Sarkolemma nmhüllt nnd enthält eine Summe von Fibrillen, zwischen denen Kerne sich finden. Wie die Entstehnng der Muskelbänder mit der basal beginnenden Fibrillenabscheidung eine Vergrößerung der abscheidenden Oberfläche zum Ziele hat, so führt auch die Zerlegung des Bandinhaltes in Muskelfasern zum gleichen Resultate, und man darf sagen, *dass auch in den Muskelfasern die Vergrößerung der fibrillenbildenden Oberfläche des Sarkoplasma zum Ausdrucke gelangt.*

Fig. 391.



Querschnitt durch einen Embryo von Acipenser. *mr* Medullarrohr. *sp* Spinalganglien. *ch* Chorda. *h* Hypochorda. *a* Aorta. *e* Ectoderm. *c* Cutisblatt. Das Muskelblatt ist in Muskelbänder umgestaltet, von denen Fasern abgelöst sind. (Nach MAURER.)

Auch bei den Gnathostomen zeigt sich in der Umbildung des primitiven Muskelblattes eine Fortsetzung der Befunde bei Cyclostomen. Muskelbänder kommen auch hier noch zur Ausbildung (Acipenser) nnd an ihrer lateralen Kante schnüren sich Mnskelfasern ab. Auch bei Selachiern tritt die Faltung noch auf und zeigt auch bei Teleostei Andeutungen der Muskelbänder, die auch noch bei Amphibien vorkommen. Aber im weiteren

Fortgange machen sich cänogenetische Momente geltend, die noch mehr bei den Amnioten auftreten. Hier werden sie schon in der Anlage des Muskelblattes unter anderen Verhältnissen angetroffen, indem jenes Blatt durch frühe Ausbildung eines anderen mesodermalen Abschnittes, des Sclerotoms, von Chorda und Medullarrohr abgedrängt wird. Der Faltungsprocess ist auch hier noch angedeutet, aber die in den niederen Zuständen sehr spät erfolgende Betheiligung von Bindegewebe an der Sonderung von Muskelfasern tritt sehr frühzeitig auf und lässt letztere ohne vorherigen Verband zu einem Muskelbande hervorgehen. Es besteht für diese letzten morphologischen Einheiten des Muskelsystems eine abgekürzte Entwickelung, ein cänogenetischer Process. Der die Entstehung der Muskelfasern als Abschnürungen von Substanzcomplexen des Muskelbandes leitende Vorgang setzt sich auch an den Muskelfasern selbst fort, indem er beim Wachsthum der Muskulatur von den erstgebildeten Fasern neue sich abspalten lässt und damit auch später noch waltet. Jede Muskelfaser zeigt schließlich eine äußere Kerne besitzende Hülle (*Sarkolemma*) und contractilen Inhalt, der aus einem kernführendes Protoplasma umgebenden Fibrillenmantel besteht. In späteren Zuständen werden die contractilen Fibrillen mehr einseitig abgeschieden, so dass das Protoplasma mit seinen Kernen aus seiner axialen Lage zur Oberfläche der Faser gelangt und hier an das Sarkolemma stößt.

Der in der *Muskelfaserbildung* bei den Cranioten, und unter diesen bei den Gnathostomen ausgesprochene Fortschritt bildet den Ausgangspunkt für viele am Muskelsystem auftretende Vorgänge. Bei den Myxinoiden ist die Faser noch ein Bestandtheil des Muskelbandes. Aus diesem gelöst und dadurch selbständig geworden, wird sie zu neuen Combinationen befähigt, und vermag sich damit in ihrer Ausdehnung, in Ursprung und Insertion, den verschiedensten Verhältnissen anzupassen. Wenn sie auch nirgends auf eigene Hand jene Veränderungen eingeht, sondern immer in Gesellschaft mit anderen Fasern, und so durch interstitielles Bindegewebe zu Bündeln vereinigt, so ist doch klar, dass die contractilen Einheiten in der Faserform eine für jene Veränderungen *viel günstigere Beschaffenheit* darbieten als sie in dem Muskelbande gegeben war. In dem neuen Zustande sind sie in jener Hinsicht morphologisch »mobiler« geworden. Auch durch die gewonnene Beziehung zum *Bindegewebe* wird eine Erhöhung der Leistungen hervorgerufen, indem daraus nicht nur die Umschließung und Durchsetzung der Muskelbündel von dem als Bahn der Blutgefäße für die Ernährung wichtigen *Perimysium* entspringt, sondern auch zahlreiche *Hülfsapparate* des Muskelsystems davon ihren Ausgang nehmen.

So ist von den Muskelbändern ein auch in seiner einfachsten in den Seitenrumpfmuskeln bestehenden Disposition complicirter Apparat ausgegangen, *welcher die Potenz höherer Differenzirung in sich birgt, die er successive entfaltet.* Für diese Differenzirung giebt die Skeletbildung den ersten Anstoß. Am Skelete gewonnene Befestigungen von Partien der Muskulatur lassen diese von den anderen sich sondern und haben in der bestimmten Funktion neben der Sonderung auch die Ausbildung zur Folge, indem die neue, weil durch die Befestigung präcisirtere Function jener

Muskelpartie zugleich die Ansprüche an die Leistung steigert. Daraus entspringt die Ausbildung, zu welcher wieder in der von den Muskelfasern ausgehenden Vermehrung der Weg gebahnt ist. So lösen sich Portionen von Myomeren zu neuen Einheiten ab, oder es kommt innerhalb der Myomeren an Summen derselben eine Schichtung zu Stande, und die Producte dieser Vorgänge sind wieder neue Einheiten, die *Muskelindividuen*, in deren Verhalten die größte Mannigfaltigkeit besteht.

Muskel und Nerv.

§ 173.

Schon bei dem ersten Auftreten einer Muskulatur unter den Wirbellosen zeigte sich die auf die Genese gegründete enge Beziehung zwischen *Muskel* und *Nerv*. Diese erhält sich auch bei den Vertebraten, indem der Muskel durch den Nerv zur Contraction erregt wird und in jeder Muskelfaser eine Nervenfaser zur Endigung gelangt. *Der Muskel erscheint so als der Endapparat eines motorischen Nerven.* Die Nervenfaser bildet mit der Muskelfaser, der Nerv mit dem Muskel eine *motorische Einheit*, welche Zusammengehörigkeit zuerst durch M. FÜRBRINGER begründet wurde. Die Beziehung zum Nervensystem kommt wie bei vielen Wirbellosen auch bei den Wirbelthieren noch dadurch zum Ausdruck, dass die erste Anlage der Muskulatur in der nächsten Nähe der Nervencentren stattfindet. Dieser Umstand verliert bei seiner unter den verschiedensten Verhältnissen erscheinenden Beständigkeit nicht an Bedeutung dadurch, dass für jene ersten Zustände ein unmittelbarer Zusammenhang noch nicht erkannt ist.

Im primitiven Verhalten empfängt jedes Myomer seinen Nerv von jenem Abschnitte des Centralnervensystems, welchem es örtlich entspricht. Die Metamerie des Körpers spricht sich auch darin aus. Dieser bei den Acraniern herrschende Zustand ist bei den Cranioten noch wahrnehmbar, und erhält sich dauernd in gewissen Regionen. Mit der Umgestaltung des Muskelsystems erfolgt auch für die Nerven eine Veränderung, zunächst der Art, dass mit der Entfernung eines Muskels vom ersten Orte der Nerv sich mit auszieht, indem er länger wird. Aber es bleibt nicht bei solchen Veränderungen und die Ausbildung des Muskelsystems, wie es oben angedeutet wurde, beeinflusst auch die Innervation. Entstehen aus einem Myomer mehrere discrete Muskeln, so werden sie von den Ästen desselben Nerven versorgt, der dem Myomer zukam. Kommt es bei der Bildung eines Muskels zu einer Concrescenz von zwei oder einer Summe von Myomeren oder Theilen von solchen, so sind mehrere metamere Nerven an der Innervation betheiligt. So unterscheiden sich *haploneure* und *diplo-* oder *polyneure* Muskeln (M. FÜRBRINGER). Damit giebt sich aber auch die ursprüngliche Beziehung der Innervation als ein wichtiges Unterscheidungsmoment, und als ein gewichtiges Kriterium zur Bestimmung der Muskeln. Die Innervation vermag zu entscheiden, wo in den übrigen Beziehungen des Muskels Veränderungen und Umwandlungen eingetreten sind.

Gilt dieses Verhalten für einen großen Theil der Muskulatur, wie für jene des Stammes, so giebt es doch bei einem anderen Theile eine, wenn auch zunächst

scheinbare Ausnahme, die einer besonderen Beachtung werth ist. Zu den Veränderungen der Muskulatur gehören auch Lageverschiebungen, durch welche der Muskel einer anderen Körperregion zugetheilt wird. Wenn in solchem Falle der Nerv nur mit ausgezogen wird, so entsteht aus dem Falle keine Schwierigkeit. Sie erhebt sich erst wenn ein solcher Wandermuskel neue Innervationen erhalten hat, wie dies bei der Muskulatur der Gliedmaßen der Fall ist. Die Gliedmaßen zeigen in der schon mehrfach beregten Änderung ihrer Lage zum Körper (vergl. § 136) auch einen Wechsel der Innervationsgebiete ihrer Muskulatur. Es sind in der metameren Ordnung des Körpers andere Nerven, welche die Gliedmaßen in dem einen oder dem anderen Falle versorgen. Mit diesem Processe ist an den Nerven die Plexusbildung verbunden und die Nerven kommen dann immer aus diesen, und nicht direct aus den metameren Stämmen. Aber im Verhalten jener Plexus wie in den daraus hervorgehenden Nerven und den damit zusammenhängenden Muskeln kann innerhalb engerer oder weiterer Abtheilungen vollkommene Gleichartigkeit bestehen, und doch sind dabei die zu den Plexus tretenden Nerven in der metameren Ordnung verschieden. So kann ein Plexus in einem Falle aus dem 3., 4., 5., im zweiten aus dem 4., 5., 6., und im dritten aus dem 5., 6., 7. Nerven sich combiniren, ohne dass das Verhalten der betreffenden Muskulatur eine auffallende Differenz bietet. Der Muskel des einen Falles erscheint dem betreffenden des anderen Falles homodynam, aber die Homodynamie ist unvollständig, da die Innervation nicht die gleiche ist, daher *imitatorische Homodynamie* (M. FÜRBRINGER). Ihr gehört die bei Weitem größte Menge der Muskeln an, denn nur innerhalb enger Abtheilungen hält sich die complete Form der Homodynamie.

Bei solchen Differenzen im Muskelsystem, die auf einer metamerischen Umbildung beruhen, ist die Veränderung leichter zu verstehen im Betreffe des Ausfalls, schwer dagegen im Betreffe des Hinzutritts. In dem oben gewählten Beispiele kann der zweite Fall durch Schwund der dem Nerv angehörigen Portion verstanden werden. Aber zu der noch zu Nerv 4 und 5 gehörigen Portion ist noch eine neue Portion gekommen, die einem bisher nicht an dem Muskel betheiligten Nerven angehört. Hier liegt das Problem. Der Muskel ist distal gewandert, ohne äußerliche Veränderung, denn was er proximal (vorn) verlor, ward distal (hinten) wieder ersetzt. Der Verlust ist verständlich, denn die Erfahrung lehrt Fälle von Rückbildung auch an den Muskeln kennen, die Neubildung, resp. die Ergänzung des Muskels durch eine neue Portion entbehrt bis jetzt der entsprechenden Erfahrung als erklärender Grundlage. Dass die Vermehrung der Portionen des Muskels nicht von den schon vorhandenen ausging, beweist der einem anderen Metamer entstammende Nerv, und dass nicht etwa von einem anderen Muskel die fragliche Portion entliehen ward, zeigt sich an dessen Integrität. Die metamere Umbildung, wie sie sich als Verschiebung zeigt, bleibt damit ein Problem, dessen Lösung man sich vorläufig nur mittels der Hypothese nähern kann.

Die genauere histologische Untersuchung der Muskeln hat längst gelehrt, dass in ihnen das einmal gegebene Material nicht für die ganze Lebensdauer das gleiche bleibt. Untergang und Neubildung spielen auch hier eine Rolle, wie im

gesammten Organismus. Auch für die Nerven sind solche Verhältnisse, wenn auch minder vollständig, bekannt geworden. Solche Verhältnisse können als Unterlage einer Hypothese dienen, welche jene im Großen sich darstellende Umbildung als Neubildung zu deuten versucht, durch successive Processe, die sich am Muskel wie am Nerv vollziehen. Ein Stück dieses Umbildungsvorganges ist uns aus der Vergleichung erkennbar, die nicht bloß das Endresultat kennen lehrt. Wir sahen an in der Wanderung begriffenen Muskeln, dass der dabei stattfindende Zuwachs und der Abgang nicht abrupt sich darstellt, so dass derselbe Muskel auf einmal aus einem neuen Metamer einen vollen Nerven empfinge, oder den alten plötzlich verlöre, wie in den oben zur Einführung gewählten Fällen es scheinen möchte und zunächst aus dem Verhalten der Nerven zu ersehen ist. In sehr vielen, wenn nicht den meisten Fällen ist ein allmählicher Übergang aus dem einen in den anderen Zustand erkennbar. Bei einer distalen Richtung der Wanderung erscheint der erste dem Muskel zukommende Nerv an Umfang gemindert, und der letzte, welcher den Zuwachs repräsentirt, tritt gleichfalls nur als schwaches Fädchen auf. Die Vergleichung mit einem anderen Falle, in welchem der Muskel weiter distal liegt, zeigt den erst erwähnten Nerven nicht mehr am Muskel betheiligt, und den letztgenannten Nerv von bedeutendem Umfange. Am Gebiete des ersten ist ein Abgang, an jenem des letzteren ein Zuwachs erfolgt.

Das Verhalten des Nerven empfängt mit der Wanderung des Muskels eine Veränderung durch Verbindung benachbarter, die als Ansa sich darstellt, aus welchen Ansae die uns hier nicht weiter interessirende Geflechtbildung entspringt. Die Ansa ist der Ausdruck des successive erfolgten Abgangs und Anschlusses von Muskelportionen. Von wo die Neubildung von contractilen Elementen ausgeht, ist nicht bestimmt; es liegen hier jedenfalls außerordentlich subtile Processe vor, welche sorgfältiger Untersuchung, vielleicht auch anderer Hülfsmittel als die gegenwärtigen, bedürfen. So bleibt denn in der angeregten Frage Vieles noch dunkel, und es ist nur als wahrscheinlich zu bezeichnen, dass die Umbildung von den Nerven ausgeht.

Die Auffassung des Muskels als *Endorgans der Nerven* hat vielen Widerspruch erfahren (GOETTE, HIS etc.). Muskel und Nerv sollen von Haus aus nichts mit einander zu thun haben, denn die Nervenfaser ist ursprünglich von der Muskelfaser getrennt und wächst erst secundär zu ihr. Das lehrt die exacte Forschung. Exact? Das Actum, d. h. die Thatsache ist doch nur, dass eine Nervenfaser in einem bestimmten ontogenetischen Stadium uns bis zu einem gewissen Punkte erkennbar ist, und darüber hinaus erst später wahrgenommen wird. Woher weiß denn der »exacte« Forscher, dass seine technischen Hülfsmittel, die ihm ein Stückchen Nervenfaser zeigten, ausreichend waren, um das scheinbare Ende als wirkliches Ende, d. h. als etwas, das nicht mehr weiter geht, zu behaupten. Es gehört doch auch zur Erfahrung, dass Reagentien bei der Darstellung von Nervenfasern nur an dem in einem gewissen Stadium befindlichen Objecte wirksam sind. Verlangt nicht die exacte Forschung auch diese Thatsachen in Betracht zu ziehen? Etwas mehr Vorsicht hätte die Thatsache als ein scheinbares Ende behandelt: die Nervenfaser ist anfänglich nur eine Strecke weit gesondert erkennbar, und die Wahrnehmbarkeit schreitet fort, bis der Nerv zum Muskel gelangt ist. Das hätte der Thatsache mehr

entsprochen. Und etwas mehr Vorsicht hätte jene andere Behandlung geboten. Denn wie soll es kommen, dass immer derselbe Nerv zu demselben Muskel »wächst«, oder dass eine auswachsende Nervenfaser nicht auch einmal anderswohin geräth? Endlich, wer der Ontogenese in allen Stücken phylogenetischen Werth zulegt, der muss ein Opfer des Intellects bringen, indem es für die Vorfahren der Wirbelthiere Zustände annehmen muss, in welchen Nerven und Muskeln ohne Zusammenhang unter einander thätig waren! Aber auch ohne Rücksicht auf die Ontogenese, ist der Muskel ein Endorgan des Nerven, nachdem der Nerv in ihm endet, und er selbst als Organ von letzterem den Reiz zu seiner Contraction empfängt?

Auch die metamere Wanderung der Muskeln hat Einwendungen veranlasst (v. IHERING, WELCKER). Die Muskeln sollen in gleicher Lage bleiben und ihre Verschiebung durch Intercalation von Wirbeln entstanden, somit nur scheinbar sein? Da aber eine Einschaltung von Wirbeln gerade in den Abtheilungen, welche für die Verschiebung von Muskeln die besten Zeugnisse liefern, ein unbekanntes Factum ist, dessen Existenz zuerst nachgewiesen werden müsste, ehe es als Grundlage zur Deutung einer auf ihm ruhen sollenden Erscheinung dienen kann, ist eine besondere Widerlegung unnöthig.

Über die in § 172 und in diesem § behandelten Punkte verweise ich bezüglich alles Näheren auf M. FÜRBRINGER's scharfsinnige und gedankenreiche Excurse in dessen Untersuchungen z. Morphologie und Systematik der Vögel, Amsterdam 1887. S. 894 ff. Ferner dessen Schrift: Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier etc. in Festschr. B. III. S. 730.

Anlage und Ausbildung des Muskelsystems der Cranioten.

§ 174.

Die bei den Acraniern aus den Ursegmenten oder »Somiten« des Körpers hervorgehende Sonderung von Urwirbeln und Seitenplatten kommt allerdings nur mit manchen Modificationen auch den Cranioten zu, und erscheint sowohl bei Cyclostomen (GOETTE) als auch in niederen Abtheilungen der Gnathostomen. Auch eine Anlage des Muskelblattes erfolgt am Urwirbel und lehrt damit für alle Wirbelthiere auch am Muskelsystem ein solidarisches Verhalten wenigstens für die ersten Zustände kennen. Das bei Amphioxus zu Stande gekommene Muskelsegment war aber nur der Beginn der bei Cranioten entstehenden, welche viel weiter nach außen hin sich entfalten, wie aus dem Verhalten der Nerven hervorgeht (M. FÜRBRINGER). Die dorsalen Nerven der Acranier nehmen ihre Verbreitung außerhalb der Muskulatur, während sie bei Cranioten bedeckt von den Muskeln verlaufen.

Die bedeutendste Veränderung ist bei der Region des Kopfes entstanden. Hier ergiebt sich bei Selachiern eine den Urwirbeln im Allgemeinen ähnliche Bildung, aber fürs Einzelne bestehen differente Angaben. Wir halten jene von größerer Bedeutung, welche vor dem Gehörorgan 3, und hinter demselben 4 metamerenartige Bildungen darstellen (VAN WIJHE). Aber wir betrachten sie sehr verschiedenen Werthes, indem die vorderen keine Urwirbel sind. Es ist das Material für die Muskulatur des Bulbus oculi, welche nicht so direct von Ursegmenten, sondern wahrscheinlich ganz anderer Herkunft ist, wie denn auch bei den übrigen Vertebraten solche Gebilde hier gar nicht vorkommen. Dagegen sind die hinter der Gehörorgananlage vorhandenen Ursegmente im Anschlusse an die folgenden des Körpers. Wir

betrachten sie als vom Rumpfe her auf den Kopf übergetretene Somite, wie auch durch ihre fernere Geschichte begründet wird (vergl. auch beim Kopfskelet § 101).

Am Kopfe der Cranioten deutet zwar das, was von Myomerenspuren vorkommt, auf eine ursprüngliche Gleichartigkeit mit dem Rumpfe, wie sie ja auch im Verhalten der Myomeren bei Amphioxus besteht, allein durch die Entstehung des Craniums musste ein Schwund der Muskulatur erfolgen, welche mit der Concrescenz der das Cranium repräsentirenden Metamerengebilde ihre Function verlor. Die Vergleichung mit Amphioxus macht noch ein anderes Verhalten verständlich. Bei den Cranioten entsteht die Muskulatur der Kiemenbogen aus den Seitenplatten, welche bei den Acraniern in der Kiemenregion nur die keine Muskulatur bergenden Kiemenbogen hervorgehen lassen. Dagegen treten bei den Acraniern die Myomeren in die Peribranchialduplicatur, wo sie am Rumpfe in die Körperwand sich vertheilen. Die Cranioten besitzen in jenem Verhalten der Kiemenbogen eine zweite bedeutsame Differenz von den Acraniern. Wenn wir nun wissen, dass die Seitenplatten am Rumpfe der Cranioten keine Muskulatur hervorgehen lassen, sondern dass der ventrale Theil der ventralen Seitenrumpfmuskulatur den ursprünglich dorsal gelagerten Myomeren entstammt, indem diese dorthin sich fortsetzten, so werden wir das am Kopfe bestehende Verhalten dahin erklären müssen, dass mit den hier zur Sonderung kommenden Seitenplatten Theile der dorsalen Urwirbelanlagen, jene, welche sonst die Myomeren entstehen lassen, zur Verwendung in den Visceralbogen gelangen. Die ventrale Muskulatur der Kopfregion, d. h. die Muskulatur der Visceralbogen, wäre dieser Auffassung gemäß nicht als eine autochthone zu beurtheilen, sondern gleichfalls Urwirbelanlagen entstammend, welche aber nicht zur Myomerenbildung gelangen.

Es liegt also bei den Cranioten ein cänogenetischer Vorgang in der Muskularisirung des Kopfes. Die mesodermalen Urwirbelanlagen kommen am Kopfe nicht zur Myomerensonderung, da für das Cranium keine Muskulatur zur Bewegung seiner ursprünglich wahrscheinlich wie bei den Acraniern metameren Abschnitte erfordert wird. Nur was die Entstehung der Augenmuskeln bedarf, gewinnt vorübergehend die Gestaltung von drei Myomeren. Dagegen wandert der Rest des Materials, welches dorsal nicht zur Myomerenbildung gelangt, ventral in Begleitung der Seitenplatten in die Visceralbogen. Bei Amphioxus bleibt das Myomer eine einheitliche Bildung an der Kiemen- wie an der Rumpfregion, an ersterer setzt sich sein ventraler Theil in die Peribranchialfalte fort, am Rumpfe dagegen kommt es in die Körperwand. Bei den Cranioten kehrt das letztere Verhalten wieder, aber am Kopfe besteht eine Auflösung jener Anlagen, und nur der ventrale Abschnitt jener gewinnt Bedeutung, indem er in die Visceralbogen tritt.

Die metamere Gleichartigkeit, wie sie in den Anlagen besteht, erhält sich aber nur auf den unteren Stufen, sie macht bald einer *Differenzirung* Platz.

Dazu wird der Anlass durch den Zusammenhang der Ligamenta intermuscularia mit dem inneren Skelet; die anfänglich nur mittelbar gegebenen Beziehungen zum Skelet gestalten sich allmählich zu unmittelbareren, und indem eine mit einem Skelettheile in Verbindung getretene Muskelpartie durch ihre Wirkung an ersterem

eine bestimmte Function empfängt, ist auch morphologisch eine Sonderung nothwendige Folge. *So wird das Skelet zum Ausgangspunkte einer Differenzirung der Muskulatur, und indem es selbst von letzterer Veränderungen empfängt, zeigt sich die Wechselwirkung der Organsysteme in ihrer den Organismus allmählich umgestaltenden Bedeutung.* Aber auch in anderer Art beherrscht die Function den morphologischen Befund. Summen von Myomeren können zu einheitlicher Leistung sich verbinden, wobei jedes seine Selbständigkeit aufgiebt. Indem in solchen Complexen von Myomeren durch *differenten Faserverlauf* eine *Schichtung* erfolgt, entstehen neue Einrichtungen. Die Abweichung vom ursprünglich geraden, d. h. parallel mit der Längsachse des Körpers sich haltenden Verlaufe in *schräge* Richtung, verleiht nicht bloß den Schichten eine Besonderheit in ihrer Leistung, sondern sie erhöht auch die letztere, indem mit der *Schrägstellung* der Muskelfasern eine Verlängerung verknüpft ist. Das sind nur einige den Weg der Sonderung andeutende Punkte. In Wirklichkeit sind sie viel zahlreicher. Manche kommen noch bei der Einzeldarstellung zur Erläuterung.

Der Sonderungsprocess producirt einzelne Muskeln, Muskelindividuen von außerordentlich verschiedenen Werthen. Diese können wieder, sich combinirend, Neuformationen entstehen lassen. Das Ganze stellt dann das *Muskelsystem* vor. Wie das Maß der Sonderung für die einzelnen Muskeln ein verschiedenes ist, so wird am Muskelsysteme eine große Mannigfaltigkeit kund, und mit völlig individualisirten Muskeln bestehen indifferente Muskelgebilde, welche den niedersten Zustand selbst in den höchsten Abtheilungen bewahren.

Für die Vergleichung der Muskeln bestehen für jetzt erst die Anfänge. Daher kann in der Darstellueg nur das Hauptsächlichste und auch dieses in großer Beschränkung gegeben werden. Obschon nicht wenige Untersuchungen aus älterer und neuerer Zeit vorhanden sind, so können doch nur sehr wenige einer Vergleichung zur Grundlage dienen, weil nicht die bloße Lage oder die Verbindung mit dem Skelete die örtliche Homologie bestimmt. Wir werden sehen, wie in beiden Verhältnissen Veränderungen eintreten, wie die in Ursprung und Insertion geschiedene Befestigung am Skelet wechselt, und damit auch in der Lage Veränderungen hervorruft. Desshalb bedarf es zur Bestimmung des Muskels eines neuen Kriteriums, und dieses findet sich im Verhalten zu den Nerven, dessen Bedeutung im § 173 Darlegung fand.

Durch das an Kopf und an Rumpf eingetretene differente Verhalten der Muskulatur ergiebt sich die nach jenen Abschnitten gesonderte Betrachtung des Muskelsystems.

Das Muskelsystem der Acranier und der Cranioten bietet damit *in seinen Grundzügen* volle Übereinstimmung. Myomeren erstrecken sich über den ganzen Körper, sie erhalten sich so bei den Acraniern, bei den Cranioten werden sie am Kopfe theilweise rudimentär. Die bedeutendste Differenz bei den Cranioten leitet sich von der Entstehung des Craniums ab, und dadurch zugleich von der Ausbildung eines Kopfes. Aber auf diese Übereinstimmung der phylogenetisch ersten Zustände folgt an der Kiemenregion der Acranier und dem aus dieser hervorgegangenen Kopfe der Cranioten eine divergente Ausbildung. Indem der Kiemenkorb der Acranier

von den betreffenden Myomeren keine Muskulatur erhält, während diese in die peribranchiale Duplicatur sich erstreckt, ergiebt sich die uns in Amphioxus bekannte Acranierform als nicht in einer direct zu den Cranioten führenden Reihe. Wenn auch der Peribranchialraum und damit zugleich die Muskulatur seiner Wand, durch die Beziehung zu den Excretionsorganen keine den höheren Zuständen ganz fremde Einrichtung ist (BOVERI), so ist doch bei den hypothetischen Vorfahren von Amphioxus der gemeinsame Ausgangspunkt auch für die Cranioten anzunehmen, wofür auch viele andere Organisationsverhältnisse stimmen.

Die Zahl der dem Kopfe zufallenden Urwirbel ist nicht sicher bestimmbar. Mit dem Auffinden mesodermaler urwirbelartiger Bildungen haben sich deren Beobachter und auch Andere beeilt, daraus sofort für den metameren Aufbau des Kopfes Schlüsse zu ziehen, und neue Hypothesen aller Art darauf zu gründen. Die in den von derselben Selachiergattung (Torpedo) gemachten Angaben zweier jener Beobachter (DOHRN und KILLIAN) bestehenden Differenzen lassen zur Genüge erkennen, dass es sich hier um sehr schwankende, in ihrer Deutung noch keineswegs sicher bestimmbare Bildungen handelt, die nicht geeignet sind, um »neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes« (DOHRN, Mitth. d. Zoolog. Stat. zu Neapel Bd. IX) abzugeben. Wir werden daher auch hier, wo die Thatsachen so schwankend dargestellt werden, Vorsicht walten lassen müssen. Wenn wir bei Amphioxus erfahren haben, dass die Anlage der ersten Urwirbel den Kiemen correspondirt, und dass *erst secundär* dieses Zusammentreffen durch Verschiebung der Kiemen gestört wird, so ist doch auch für den Ausgangspunkt der Cranioten kein anderer Zustand anzunehmen, und es ergiebt sich, da die Kiemenbogen mit ihren Nerven die einzigen metameren Gebilde des Kopfes vorstellen, nachdem eine dorsale Metamerie verschwand, der Schluss von den Kiemenbogen auch auf die dorsalen Theile. Dies ist naturgemäßer als die Annahme eines Ausfalles von Kiemenbogen aus der Reihe, was durch keine Thatsache gestützt wird.

KILLIAN, Zur Metamerie des Selachierkopfes. Verhandl. der anat. Ges. V. C. RABL, Über die Metamerie des Wirbelthierkopfes. Verhandl. d. anat. Ges. VI. J. W. VAN WIJHE, Über die Mesodermsegmente des Selachierkopfes. Abh. d. K. Acad. d. Wiss. zu Amsterdam 1832.

Hinsichtlich der Myomerie der Cranioten s. besonders M. FÜRBRINGER, Über die spino-occipitalen Nerven an verschiedenen Stellen, auch bezüglich der Literaturangaben (op. cit.).

Von der Muskulatur des Kopfes.

§ 175.

Am Kopfe der Cranioten hat die Entstehung der im Cranium gegebenen Skeletbildung keine bedeutende dorsale Muskulatur zur Entfaltung kommen lassen. Was ontogenetisch von dorsalen Myomerenresten bei Selachiern besteht oder bei den übrigen ohne vorangegangene Myomerenbildung als Muskel auftritt, ist dem Bulbus des Auges zugetheilt. Wir werden diese Muskeln bei den Sinnesorganen behandeln.

Von anderen in der Ontogenese hinter dem Gehörorgan dem Kopfe aufgelagerten Myomeren gehen keine genuinen Kopfmuskeln hervor. Wir werden aber den Abkömmlingen derselben noch beim Kopfe begegnen, da sie an demselben Bürgerrecht erworben haben. So bleibt nur noch die Muskulatur des Visceralskelets, die

wir, wie sie von Gehirnnerven versorgt wird, als dem Kopfe zugehörig betrachten müssen. Es sind jene aus den Seitenplatten hervorgegangenen Muskeln, für welche wir oben die gleiche Abstammung mit der Rumpfmuskulatur in Anspruch genommen haben (s. § 174). Wenn auch bei den niederen Cranioten auf den Bereich des Visceralskelets, den branchialen Apparat und was aus ihm hervorging beschränkt, erhält diese Muskulatur doch allmählich ein bedeutenderes Gebiet am Kopfe und beherrscht von da aus zuletzt auch andere Territorien des Körpers.

Von den ersten Zuständen der *Muskulatur des Visceralskelets* ist nichts bekannt. Amphioxus besitzt noch keine (S. 606) und bei den *Cyclostomen* ist mit der eigenartigen Sonderung des Visceralskelets und der Entstehung anderer, von den Gnathostomen weit ab liegender Einrichtungen, von denen das als »Zunge« bezeichnete Organ die vornehmste ist, auch für die Muskulatur eine Sonderung auf separatem Wege erfolgt. Nur wenige Züge sind denselben mit den Gnathostomen gemeinsam, wie das Bestehen von Constrictoren an den Gebieten der Kiemenbogen, auch Verbindungszüge zwischen den letzteren. Durch jene Veränderungen ist die Muskulatur der Kiemen, die jener des Visceralskelets der Gnathostomen entspricht, bei den Cyclostomen (Petromyzonten wie Myxinoiden) *von der Muskulatur des Rumpfes überlagert, in welche der Kiemenapparat eingetreten ist* (vergl. Fig. 412). Die Nichtbeachtung dieses Verhaltens, welches ähnlich wie es unten (S. 641) von Petromyzon beschrieben wird, auch bei Myxine besteht, hat die vordersten Rumpfmyomeren als ursprünglich dem Kopfe zukommende Gebilde betrachten lassen. Die Vergleichung mit Amphioxus sowohl als mit den Gnathostomen lehrt die großartige Veränderung bei Cyclostomen verstehen, deren Kopf zum großen Theil von der Rumpfmuskulatur umschlossen wird.

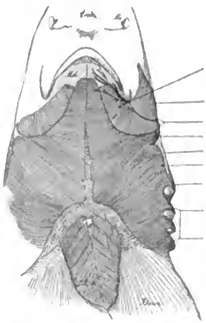
Für die *Gnathostomen* ergiebt sich dagegen ein continuirlicher Fortgang der Differenzirung, und wenn auch hier ähnlich die Rumpfmuskulatur sich über den Kopf vorschiebt, so wird doch der Kiemenmuskulatur dadurch keine Störung und es ist dabei fast niemals der Weg verdunkelt, auf welchem deren Sonderung vor sich ging. Vor der Beurtheilung dieser Muskulatur muss daran erinnert werden, dass der Apparat der Visceralbogen uns schon bei den niedersten Gnathostomen in einer Sonderung vorliegt, indem der Kieferbogen und z. Th. auch der Zungenbeinbogen neue Functionen erwarben.

Die Muskulatur ist den einzelnen Visceralbogen entsprechend gegliedert, also auch hier metamer. Ganz auf jeden einzelnen Bogen beschränken sich die Adductores arcuum, welche die mediale Seite der beiden Mittelglieder jedes Kiemenbogens einnehmen, nahe an deren Verbindungsstelle. Bei den Notidaniden sind sie nur schwach, stärker bei anderen Haien, bei denen sie in Gruben der betreffenden Bogenstücke eingebettet sind. Daraus entspringt eine Erhöhung ihrer Wirkung, weil die Länge ihrer Fasern gewinnt.

Diese den Kiemenbogen zugetheilte Muskulatur geht am vorderen wie am hinteren Ende des Kiemenapparates in Anpassung an neue Bedingungen in veränderte Zustände über, die jedoch die Abstammung von den gleichen Einrichtungen wie an den Kiemenbogen großentheils noch deutlich erkennen lassen. Wir

wenden uns zum vorderen Abschnitte, an welchem Kiefer- und Zungenbeinbogen in ihrer Ausbildung die primitive Muskulatur beeinflussen mussten. Wir betrachten daher zuerst die Muskulatur des Kieferbogens, welche, vom *Trigeminus* innervirt, die *Kaumuskeln* hervorgehen lässt, und schließen die vom *Facialis* innervirte Muskulatur darauf an. Auf diese hat in Zusammenfassung die Muskulatur der übrigen Kiemenbogen zu folgen, deren Nerven der *Glossopharyngeus* und der *Vagus* sind.

Fig. 392.



Ventrale Ansicht der Kiemenregion von Mustelus laevis. *Add. m.* Adductor mandibulae. *hor. Z.* horizontale Zwischensehne. *Trig III* Trigeminus III. *Fac.* Facialis. *Cs 2—5* Constrictor superficialis. *im.* Intermandibularis. Zwischen den Flossen ist ventrale Muskulatur sichtbar. (Nach G. Ruge.)

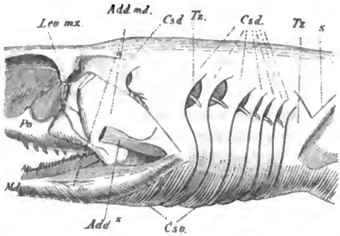
§ 176.

Im Trigeminusgebiete sehen wir die erste Portion des Constrictors, die im Anschluss an jene, die vor der ersten Kiementasche herabzieht (Fig. 393) und zur Seite der Occipitalregion des Craniums entspringt, sich mit ihrem hinteren Abschnitte in die Vorderwand des Spritzloches begeben. Dann verschmälert sich dieses Muskelblatt und befestigt sich schließlich gemeinsam mit der vorderen Portion des Muskels an der medialen Fläche des Quadrattheiles des Palatoquadratum oder des Oberkiefers. Der vordere Abschnitt dieses Muskels ist bedeutender und tritt gleichfalls zum Palatoquadratum, auch an dessen Gaumenabschnitt und zwar an der Außenseite sich inserirend. Er stellt somit einen *Levator maxillae superioris* (Fig. 393 *Lev. mx.*) vor. Bei anderen Haien ist dieser Muskel viel selbständiger und es besteht eine vollständigere Lösung aus dem Constrictorenverbande. Auch die dem Spritzloch angehörige Portion ist gesondert und erscheint, wo ein Spritzloch besteht, als *Muskel des Spritzlochknorpels* (Scymnus). Die Beschränkung der im Spritzloche gegebenen ersten primitiven Kiemenspalte auf den oberen Raum sowie damit in Zusammenhang stehende Veränderungen der ersten Visceralbogen lösten den Zusammenhang des dorsalen Abschnittes jener ersten Constrictorportion von einem ventralen, von welchem wir noch Theile ventral zwischen den beiden Mandibeln antreffen (Fig. 392 *im*).

Bei den Selachiern, die nur die primitivsten Zustände der Visceralskeletmuskulatur bei Heptanchus zeigen, bildet eine mehrentheils dünne, nach den Visceralbogen vertheilte Muskelschicht einen Constrictor superficialis (Fig. 393 *Csd*). Theils vom hinteren Theile des Craniums, theils gemäß der Verschiebung des Kiemenapparates nach hinten zu von der aponeurotischen Fascie des dorsalen Seitenrumpfmuskels entspringend, zieht er an den Kiementaschen, Scheidewände

bildend, herab und geht oberflächlich in eine ventrale, nach vorn verschmälert auslaufende Aponeurose über. Dazu kommen noch tiefe Ursprünge ventral von einer vom Schultergürtel ausgehenden Sehnenhaut und die hier befindliche Längsmuskulatur (s. unten) mit breiten Zacken durchsetzend. An den Kiemenbogen selbst nimmt diese Muskulatur eine doppelte Befestigung, indem vom dorsalen Abschnitte aus Muskellamellen sich an das obere Mittelstück der Kiemenbogen und von dem ventralen Abschnitte ähnliche Theile je an das untere Mittelstück sich inseriren.

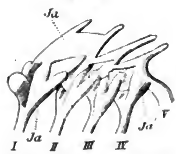
Fig. 393.



Kiemenmuskulatur von **Heptanchus**. Oberflächliche Schicht. *Po* Palatoquadratum. *Md* Mandibula. *s* Schultergürtel. *Add* x Adductorportion. *Add. md.* Adductor mandibulae. *Lev mx.* Levator maxillae. *Cs* Constrictor superficialis, *d.* dorsalis, *v.* ventralis. *Tz* Trapezius. (Nach B. Vetter.)

Die in den einzelnen metameren Abschnitten dieser Muskulatur vorhandene Continuität geht bei anderen Haien verloren. Mit einem Kleinerwerden der Kiemenspalten ist die äußerste Lage des Constrictors mit ihren Fasern in quere Verlaufsrichtung gelangt, und in der Fortsetzung der Kiemenspalten treffen sich dorsal wie ventral sehnige Inscriptionen, welche an beiden Seiten jene Muskelzüge aufnehmen. Diese Sehnenstreifen bezeichnen die Verwachsungsstellen der freien Ränder der Kiemenscheidewände (Fig. 393). Mit dieser Veränderung hat sich am Constrictor eine Sonderung vollzogen, indem die tieferen Partien, welche die Radien der Kiemenbogen von vorn bedecken, selbständiger geworden, einen M. interbranchialis darstellen. Er befestigt sich theils an den Kiemenbogen, theils an den aus Radien entstandenen Knorpeln, den sog. äußeren Kiemenbogen.

Fig. 394.



Tiefe Lage der Kiemenbogenmuskulatur von **Acanthias vulgaris**. *I—V* Kiemenbogen. *Ja*, *Ja'* Interarcuales. (Nach B. Vetter.)

Während der Constrictor für jeden einzelnen Kiemenbogen für sich besteht (Fig. 393 *Csd*, *Csv*) und dorsal wie ventral einen Zusammenhang darbietet, dient eine andere Muskulatur der Verbindung der Bogen.

Eine solche Muskulatur gehört zwar nicht zu dem hier abgehandelten Gebiete, da sie nicht von Kopfnerven versorgt wird, mag aber hier ihre Erwähnung finden. Sie bildet mit anderen spinalen Muskeln eine den Elasmobranchiern zukommende epibranchiale Muskulatur. Von dieser wird ein Theil durch die Mm. interbasales (Fürbringer) (interarcuales Vetter) gebildet (Fig. 394 *Ja*), welche theils quer von einem oberen Kiemenbogengliede zum anderen als muskulöse

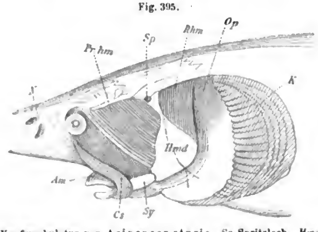
Platten ziehen, theils als schräg von diesen abgezweigte Bündel, welche zum vorletzten Gliede des je vorhergehenden Gliedes herablaufen und wieder mit einem zum letzten Gliede eben desselben Bogens in Zusammenhang stehen. Die oberen queren Muskeln erlangen auch eine größere Selbständigkeit (Acanthias, Scymnus). Mit dem Constrictor hat diese Muskulatur keinen directen Zusammenhang. Ebenso wenig die Mm. **spinales**, welche ebenfalls nur der genannten Abtheilung zukommen. Es sind bald unpaare (Notidani), bald paarige Muskelzüge (pentanche Haie), in der subvertebralen Kiemenregion. Dieser Muskel inserirt auch am Basale des 1. Kiemenbogens, bietet viele Verschiedenheiten und fehlt den Rochen (M. FÜRBRINGER, Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier etc. Festschr. Bd. III.).

Am Kieferbogen ist noch ein Muskel von der Kiemenmuskulatur abzuleiten. Es ist der *Adductor mandibulae* (Fig. 393 *Add.md.*), welcher den Adductores arcuum entspricht. Seine mächtigen Dimensionen verdankt er der Function des Bogens, dem er angehört. Bei Heptanchus entspringt er vom Quadrattheil und einer Strecke des Gaumentheiles des Oberkiefers, während er bei Scymnus und Acanthias auch noch auf die mediale Fläche übergreift, und über das Kiefergelenk hinwegziehend, inserirt er an der Außenseite des Unterkiefers, bei Heptanchus weit nach vorn zu fortgesetzt und damit das primitivere Verhalten bietend. Sonst ist die Insertion auf die hintere Hälfte des Unterkiefers beschränkt (Acanthias).

In Beziehung zum Kieferbogen finden sich auch noch einige oberflächliche Muskelchen. Ein solcher entspringt bald vom Adductor mandibulae und vom Palatoquadratum und geht in eine nach vorn verlaufende Fascie über (Heptanchus), bald ist eine dünnere Muskelplatte in eine die Oberfläche des Add. mand. bedeckende Fascie eingefügt, welche hinten eine Abzweigung vom Constrictor des Hyoidbogens aufnimmt (Acanthias). Die ersteren Muskelchen erscheinen als Reste eines ursprünglich auch dem ganzen Kieferbogen zugetheilten Constrictors, von dem sich die dorsale Portion wieder in andere Verhältnisse begab (s. oben).

Der Kiefermuskulatur gehören noch solche an, die zu den Lippen resp. Lippenknorpeln Beziehungen besitzen und besonders bei Rochen mannigfaltig sich darstellen. Auch der Retractor palpebrae sup. der Haie (Fig. 409 *Rps*) gehört zum Trigeminusgebiet.

Fig. 395.



Kopfmuskulatur von **Acipenser sturio**. *Sp* Spritzloch. *Hmd* Hyomandibulare. *Sy* Symplecticum. *N* Nasenöffnungen. *Pr.hm* Protractor, *Rhm* Retractor hyomandibularis. *Op* Operculum. *Cs* Constrictor. *Am* Adduct. mand. *K* Kiemen.

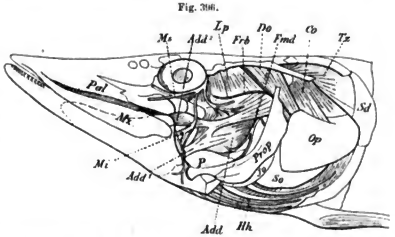
Bei den *Stören* wird durch die Reduction des Kieferskelets auch in der Muskulatur der entsprechende Zustand getroffen, und der Adductor mandibulae (Fig. 395 *Am*) ist von geringem Umfange. Dagegen erhält sich ein bedeutender Rest des Constrictors (*Cs*), welcher den Mund umzieht und wohl dieselbe Portion ist, welche bei den Selachiern den Lippenknorpeln zugetheilt ist. Dieser Zug hat seine

Ursprungsbefestigung am Präorbitalfortsatze und wendet sich ventral, wo er in eine breite oberflächliche Schicht übergeht. Sie bildet hier eine ventrale, median mit der der anderen Seite sehnig verbundene Muskulatur, welche noch von einigen Kiemenbogen Zuwachs empfängt und an ein ähnliches Verhalten der oberflächlichen Constrictoren der Selachier erinnert. Die mächtigste Muskulatur des ganzen Gebietes stellt ein zum Kieferstiel verlaufender *Protractor hyomandibularis* (*Pr.hm*) vor.

Eine *Theilung des Adductor mandibulae* in mehrere Portionen bei *Polypterus* führte zu einer Vergleichung mit höheren Zuständen und ließ Masseter, Temporalis und (POLLAND) Pterygoid unterscheiden. Jedenfalls liegt hier ein mit der Entfaltung des Hautskelets in Zusammenhang stehender Zustand vor, wie auch bei den Knochenfischen, wobei die directe Fortsetzung in höhere Formen noch unsicher ist.

Diese Muskeln sind bei den *Teleostei* durch eine viel größere Zahl vertreten, wozu vor Allem die Ausbildung des Opercularapparates Anlass gab. Ein *Dilatator operculi* (Fig. 396 *Do*) erscheint als Differenzirung der oberflächlichen Schicht des Protractor hyomandibularis der Störe, die erst nach Verschwinden des Spritzloches möglich war. Dem übrigens größten Theile des Protractors der Störe entspricht der *Levator arcus palatini* (Fig. 396 *Lp*), der am meisten die ursprünglichen Beziehungen bewahrt hat, indem er sich vom Postorbitalfortsatz des Schädels zum Metapterygoid begiebt, in verschiedenem Maße aber auch nach hinten zum Hyomandibulare. Bei manchen ist Letzteres sogar ausschließlich der Fall (Cyprinus).

Fig. 396.



Kopfmuskulatur von Esox lucius. *Op* Operculum. *Prop* Praeoperculum. *Jo* Interoperculare. *Hh* Hyo-hyoideus. *Add*, *Add¹*, *Add²* Adductor mandibulae. *Co* Levator operculi. *Ts* Trapezius. *Fmd* N. mandibularis facialis. *So* Suboperculum. *Sd* Supracleithrale. *Pal* Palatinum. *Mx* Maxillare. *P* Quadratum. *Ms* Nervus maxillaris superior. *Mi* Nervus maxillaris inferior. *Do* Dilatator operculi. *Frb* R. buccalis facialis. *Lp* Levator arcus palatini. (Nach B. VETTER.)

Nicht minder große Veränderungen sind an dem bei Selachiern, Chimaera und Acipenser einfach gebliebenen *Adductor mandibulae* entstanden (*Add*, *Add¹*, *Add²*). Quadratum und Metapterygoid bilden sein primitives Ursprungsgebiet, welches in verschiedener Richtung sich ausdehnt. Auch für die Insertion fanden den Selachiern und Chimären gegenüber Veränderungen statt. Die tiefe und damit ursprünglichste Portion des Muskels sendet sehr allgemein noch eine schmale Endsehne zu dem aus dem Unterkiefer der Selachier hervorgegangenen Meckel'schen Knorpel, während das größte Stück der Sehne zum Dentale gelangt. Dieses ist der neue, durch Knochenentfaltung am Unter-

kieferknorpel gewonnene Insertionserwerb. Aber auch an andere Stücke des knöchernen Unterkiefers verbreitet sich die Insertion, und in der oberflächlichen Schicht des Muskels treten sehr allgemein Sonderungen auf, die schon in den wenigst differenzirten Zuständen des Muskels (Barbus) in der Selbständigkeit jener Schicht bestehen. Auch in der Insertion am Unterkiefer bieten die einzelnen Theile Differenzen.

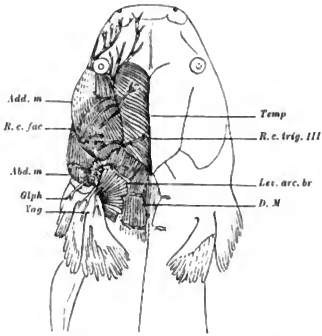
Die mannigfachen, wieder aus Abspaltungen von Portionen hervorgegangenen, meist auf *Erwerb neuer Ursprungsstellen* abzielenden Veränderungen, wie sie schon an den wenigen hierauf untersuchten Teleostei sich ergeben, müssen wir hier übergehen, indem wir nur erwähnen, dass selbst die Infraorbitalia in Mitleidenschaft gezogen werden können. Die bedeutende Entfaltung einzelner derselben ist dann wohl die Folge der ihnen neu hinzugekommenen Function für die Kiefermuskulatur (Cataphracta). Der gesammte Vorgang hat aber nicht nur für den Muskel, sondern auch für das Skelet hohe Bedeutung, *indem daran eine Ausbildung der zu Ursprüngen dienenden Skelettheile geknüpft ist.*

Die Vereinfachung des Kopfskelets bei den meisten lebenden Amphibien lässt auch in der Muskulatur Veränderungen entstehen, die vor Allem den *Adductor mandibulae* betreffen. Er zerfällt in eine mediale und laterale Portion. Wenn solche schon bei Knochenfischen unterscheidbar waren, so erscheinen sie da wieder sehr mannigfaltig in Abhängigkeit des Ursprungs von den einzelnen Knochen. Die äußere Schicht repräsentirt einen *Masseter.* Er entspringt bei den Anuren vom Jochbogen, mit dessen Schwinden er bei den *Urodelen* seinen Ursprung verlegt und zugleich voluminöser sich gestaltet. Er bildet dann eine mächtige Muskelmasse, welche theils vom Squamosum, theils vom Prooticum und Parietale ausgeht und in Portionen zerfallen kann. Die Insertion greift über die Außenfläche der Mandibel, am meisten bei Cryptobranchus und Menopoma.

Ein der inneren Schicht des Adductor entsprechender zweiter Muskel liegt als *Temporalis* vor dem vorgenannten (Fig. 397). Bei Perennibranchiaten und Derotremen befindet sich der Ursprung am Schädeldache, dicht neben dem anderseitigen, und kann gegen die Orbitalregion ausgedehnt, aber auch nach hinten sogar auf Wirbeldornen fortgesetzt sein. Ob ein bei Anuren, auch bei Siren, Menopoma und Salamandrinen etwas vor dem Temporalis entspringender Muskel, der als Pterygoideus beschrieben wird, eine Portion des ersteren vorstellt, ist nicht sicher. Jedenfalls ist seine Sonderung erst im Beginne. Von der *Kiefermuskulatur* der Sauropsiden ist der schon bei den Amphibien in constante Ursprungsportionen übergegangene *Adductor mandibulae* in oberflächliche und tiefere Theile zerlegbar, welche für die einzelnen Abtheilungen nur das Allgemeine der Lage behalten, aber sonst sehr mannigfache Verhältnisse darbieten. Sie sind zwar zum Theil auf die bei Amphibien bestehenden Einrichtungen beziehbar, am meisten bei Schildkröten, aber sonst walten eigenartige Sonderungen, die noch keiner methodischen Vergleichung unterzogen sind. Die ihnen zugelegten Namen entsprechen nur zum Theil denen in anderen Abtheilungen, davon der erstere, als *Masseter* bezeichnete, bei den Reptilien der ansehnlichste, an der Außenseite des Unterkiefers befestigt

ist. Bei den Lacertiliern nimmt er vom Jochbogen Ursprung, während eine tiefere Portion, den *Temporalis* vorstellend, sich in die Temporalgrube bettet, aber sich von der oberflächlichen nicht scharf gesondert zeigt. Beide können wieder in mehrere nach den Ursprüngen gesonderte Abschnitte zerfallen und auch in den Insertionsgebieten walten mannigfache Verhältnisse und vor der oberflächlichen Portion kann ein Theil von den tiefen in schrägem Verlaufe gleichfalls an der Außenseite des Unterkiefers Befestigung nehmen. Bei Schlangen rückt das Ursprungsgebiet dieser Muskulatur auf das Schädeldach an die mediane Leiste des Parietale. Zu dieser Muskulatur kommt noch eine innere Muskelmasse, welche, vom Pterygoid entspringend, als bedeutende Masse besonders bei Sauriern sich darstellend, zum Unterkiefer zieht. An dessen mediale Fläche gelagert, besitzt dieser *Pterygoideus* eine sehr complexe Structur und kann wieder in einzelne Abschnitte zerfallen sein, die aber nicht den bei Säugethieren bestehenden streng vergleichbar sind, wenn man sie auch als *Pterygoideus externus* und *internus* unterscheidet.

Fig. 397.



Kopf von Monobranchus von oben. *Add. m* Adductor mandibulae. *Abd. m* Abductor mandibulae. *Temp* Temporalis. *Lev. arc. br* Levator arcuum branch. *D. M* dorsaler Seitenrumpfmuskel. *R.c.fac* Ram. cutan. facialis. *R.c.trig. III* Ram. cutan. trig. III. *Glph* Glossophar. *Vag* Vagus. (Nach G. Ruge.)

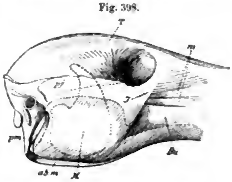
Die Beweglichkeit des Quadratum und des Oberkiefer-Gaumengerüstes bei Schlangen, und in etwas anderer Art auch bei den Vögeln, ist an eine besondere zu jenen Theilen gehende Muskulatur geknüpft, welche, so weit sie *vor* dem Quadratum sich findet, aus einem bei Fischen, als *Levator maxillae sup.* bei Selachiern, vorhandenen hervorgegangen, oder doch von solchen Zuständen ableitbar ist. Bei Schlangen begeben sich mehrere Muskelpaare, von der Schädelbasis entspringend, theils zum Quadratum, theils zum Pterygoid, theils nach vorn zum Vomer, und bei den Vögeln tritt eine von der Orbitalwand ausgehende Muskulatur als Levator theils zum Quadratum, theils gleichfalls zum Pterygoid.

Bei den Säugethieren kommt es für die Muskeln des Trigeminus-Gebietes zu einer schärferen Sonderung, und wenn auch die ursprüngliche Einheitlichkeit dieser Muskulatur noch in manchem Zusammenhange der einzelnen unterschiedenen Muskeln besteht, so ist doch ihre Auffassung als discrete, in höherem Maße selbständige Muskelindividuen besser begründet, als es bei den anderen Abtheilungen der Fall war. Die *functionelle Beziehung dieser Muskulatur zur Thätigkeit*

des Gebisses beherrscht allgemein die Zustände ihrer Ausbildung, nicht nur bezüglich des Volums, sondern auch im Verhalten des Ursprungs und der Insertion, und der daraus hervorgehenden Richtung des Muskelzuges.

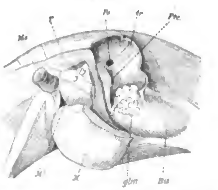
Eine oberflächliche, auch bei Säugethieren sehr mannigfach sich verhaltende Muskelmasse ist der *Masseter*, welcher an dem constanter ausgebildeten Jochbogen seinen Ursprung, an der Außenseite des Unterkiefers die Insertion besitzt. Eine mächtige Ausbildung bietet er bei Nagern, wo er in mehrfache Portionen (3) zerfallen kann. Die Entfaltung seiner vorderen Ursprungsportion am Oberkiefer hat an letzterem bei den Subungulaten die mächtige Verbreiterung des Foramen infraorbitale erzeugt, in welche der Masseterursprung sich einsenkt. Bei schwachem Jochbogen nimmt die Ursprungsbefestigung an einer Sehne Platz, wie bei Chiropteren. Die medial am Arcus zygomaticus entspringenden Masseterbündel bieten einen unmittelbaren Anschluss an den *Temporalis*. Er entspringt aus der Schläfengrube und inserirt am Temporalfortsatz des Unterkiefers. Schwach bei den meisten Nagern (Fig. 399 *T*), auch bei den Ungulaten nicht bedeutend, ist er bei Insectivoren und bei Chiropteren von ausgedehnterem Ursprunge, am meisten bei Carnivoren, bei denen er den Rand seines Ursprungsbezirkes auf der Schädeloberfläche durch Cristae markirt und damit zugleich jenen Bezirk erweitert. In der Primatenreihe bietet sein Ausbildungszustand bedeutende Differenzen. Mit dem Verlust des Gebisses bei Edentaten und Monotremen geht er, wie auch der Masseter, Reductionen ein und kann mit dem letztgenannten Muskel verschmelzen (Myrmecophaga). An dem Flügelfortsatz des Keilbeins, resp. von dem damit verbundenen Pterygoid, scheint bei Hyrax ein einheitlicher Muskel (Cuvier) zu entspringen, der bei den meisten Säugethieren durch den *Pterygoideus externus* und *internus* vertreten ist. Der letztere waltet bei Ungulaten und manchen Nagern vor, doch ist der äußere auch bei vielen Nagern von ansehnlichem Umfange (Lepus). In allen Einzelheiten dieser Kaumuskulatur giebt außer dem Verhalten des Gebisses auch das ebenso sehr verschiedene Verhalten des Unterkiefergelenks ein Maß des Verständnisses ab. Alle diese Muskeln sind in engerem Anschlusse an jene der Amphibien, als zu jenen der Sauropsiden.

Fig. 398.



Kaumuskeln von Halmaturus Bennetti. *pj* Processus jugalis. *pm* Paramastoidfortsatz. *J* Jugale. *M* Masseter. *T* Temporalis. *Bu* Buccinatorius. *ab.m* Abductor mandibulae. *m* Muskeln zur Schnauze.

Fig. 399.



Kaumuskeln von Lepus cuniculus. *Fo* Foramen opticum. *Ma* Meat. audit. ext. *glm* Glandulae molares. *J* Jugale. *Pj* Processus jugalis. *T* Temporalis. *Ptr* Pterygoideus externus. *M*, *M*[1] Masseter. *Bu* Buccinator. *tr* Obliquus superior.

Von dem Pterygoideus internus ist ein Muskelchen abgezweigt, welches als

Tensor tympani zu dem in den Hammer der Gehörknöchelchen übergegangenen Skelettheil sich begiebt, welcher bis zu den Säugethieren im Knochencomplex des Unterkiefers sich als dessen Articulare darstellte. Es ist also eine an diesen Unterkiefertheil sich befestigende Portion des Pterygoideus internus in jenem Tensor tympani in neue Leistungen, und zwar in solche höherer Art übergegangen.

Vom *ventralen Theile des Constrictors* scheint gleichfalls eine Muskelbildung ihren Ausgang zu nehmen, indem ein Abschnitt an der Mandibel Befestigung gewinnt, und sich von da medianwärts ausdehnt, wo er in verschiedener Art mit dem anderseitigen zusammentrifft. Bei den *Selachiern* gehörte dieser *Intermandibularis* dem Facialisgebiete an und auch weiterhin kommt ihm diese Beziehung zu, nachdem erwiesen ward, dass dem Trigeminus ein Facialiszweig sich beigemischt hat. So erscheint hier ein vom Facialis erworbenes Gebiet, welches wir auch bei den Amphibien antreffen. Bei *Säugethieren* ist ein solcher intermandibulärer Muskel als *Mylohyoideus* in sehr mannigfachen Verhältnissen.

§ 177.

Dem zweiten oder Hyoidbogen gehört der Nervus facialis an. Die von diesem innervirte Constrictormuskulatur schließt sich an jene des Kieferbogens; am oberen Theile erstreckt sich zwischen beiden das Spritzloch, wo es besteht, oder die erste primitive Kiemenspalte, und bietet bei *Selachiern* im Ganzen mehr an die Muskulatur der folgenden Kiemenbogen als an jene des Kieferbogens sich anschließende Befunde, wie ja auch am Skelete des Kieferbogens die bedeutendsten Veränderungen erfolgt sind (vergl. Fig. 393). Die oberflächliche Constrictorschicht nimmt nur theilweise directen Verlauf zur Vorderseite, theilweise ist sie unterbrochen, indem ein Zwischenraum sich in der Gegend des Kiefergelenkes in den Constrictor erstreckt. Die dorsale Portion geht oberflächlich zum Palatoquadratum, einen *Levator maxillae superioris* vorstellend, zum Hyomandibulare des Zungenbeinbogens mit einer tieferen Lage. Bei niederen Befunden geht die dorsale Portion des Constrictors direct in die ventrale über, während sie sonst sehr ausgedehnt zum Theil durch die schon erwähnte Zwischensehne eine Theilung erfuhr (Fig. 409). Der ventralen Fortsetzung schließen vom Unterkiefer entspringende Portionen an und lassen in medianem Verlaufe einen *Intermandibularis* entstehen (Fig. 392), der mit seinem vorderen Theile von Manchen auch dem Trigeminusgebiete zugerechnet wurde (s. oben). Eine vom ventralen Hyoidabschnitte entspringende tiefere Portion bildet eine Verstärkung dieses Muskels.

Dass bei den Rochen eine Ausdehnung des Constrictorgebietes stattfindet, ist bei der Stellung dieser Selachier begreiflich. So hat sich denn hier aus dem dorsalen Constrictortheile ein Zug als *Levator rostri* abgespalten, während vom ventralen Theile ein *Depressor rostri* ausgeht, dessen Ursprung auf die Fascie der vorderen ventralen Längsmuskeln verlegt ist. In dieser Ausbreitung kommt eine im motorischen Facialisgebiete sehr allgemeine Erscheinung zum Ausdruck.

Bei *Chimaera* hat die Muskulatur des Hyoidbogens zum großen Theile den Zusammenhang mit diesem verloren, und nimmt am Palatoquadrattheil des

Craniums sowie am Unterkiefer mit oberflächlicher Lage Befestigung, dem Kiemendeckel zugetheilt. Eine tiefe Lage dagegen verblieb dem Hyoidbogen, und wird in einen oberen und einen unteren Muskel getrennt getroffen. Von der oberflächlichen oder Opercularschicht abgezweigte Bündel treten in eine derbe, den vorderen Theil des Craniums überkleidende Fascienschicht.

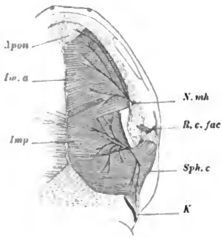
Beim *Stör* ist aus der Hyoidportion des Constrictor gleichfalls ein M. opercularis entstanden, welcher jedoch am Cranium entspringt, wie noch ein anderer, dem Hyoidbogen angehöriger Muskel: ein *Retractor hyomandibularis* (Fig. 395 *Rhm*, *Op*). Ein mächtiger Muskel ist der ihm antagonistische, aber zum Trigeminusgebiet gehörige *Protractor*, in Anpassung an das zum Kieferstiel gewordene Hyomandibularstück des Zungenbeinbogens. In dem ventralen Bezirke ist eine Anzahl der vom Trigeminusgebiet gelieferten Muskeln angeschlossen, und indem auch die übrigen sich ähnlich verhalten, kommt in der Ausbreitung dieser Muskelschicht etwas den Selachiern Ähnliches (Fig. 392) zum Ausdruck.

Wie die dem Trigeminusgebiete angehörige Muskulatur bei den Knochenfischen ist auch jene des Facialis ziemlich differenzirt. Ein von dem Seitentheil des Parasphenoid lateral ziehender Muskel befestigt sich als *Adductor arcus palatini* an Meta- und Entopterygoid, oder auch noch an einem Theile des Hyomandibulare, dessen Adductor (*Add. hyomandibularis*) sich ihm hinten anschließt. Daran reihen sich noch mehrere zum Opercularapparat ziehende Muskeln, die wohl Sonderungen des beim Störe noch einheitlichen *Musculus opercularis* vorstellen. Vor dem Opercularmuskel (Fig. 396 *Cb*) folgt die an das Hyomandibulare getretene Muskelmasse, die einen Retractor dieses Skelettheiles repräsentirt. Im ventralen Gebiete kommt ein schwacher *Intermandibularis* schwerlich als Homologon des bei Selachiern Gesehenen in Betracht, denn er liegt um Vieles tiefer. Viel eher stellt ein »*Geniohyoideus*« einen mehr in die Längsrichtung übergegangenen Zustand jener Intermandibularia vor. Er erstreckt sich von der Seite des Hyoidbogens unter streckenweise medianem Zusammenschlusse, nach vorn zum Unterkiefer, dem er mit mehreren Portionen sich inserirt. Ein zweiter unter jenem liegender Muskel ähnlichen Ursprungs geht theils direct, theils unter Kreuzung zu den Strahlen der Kiemenhaut: *M. hyo-hyoideus* (Fig. 396 *Hh*).

Auch bei den Amphibien erscheint die Constrictorportion des Facialisgebietes in ihrer oberflächlichen Schicht noch ähnlich wie bei Selachiern, aber findet sich sowohl nach vorn zu in das Trigeminusgebiet, als auch caudalwärts über die Territorien der hinteren Branchialnerven ausgedehnt bei Urodelen, wo dieser Muskel von einer mehr oder minder weit sich heraberstreckenden aponeurotischen Fascie entspringt. Am weitesten ist der Muskelbauch bei Menobranchus herabgerückt. Wie hier die Länge des Muskels unter Ausbildung der Ursprungs-Aponeurose reducirt wird, so kann auch in der Breite eine geringe Ausbildung sich darstellen, wobei gleichfalls die ausgedehntere Aponeurose für eine Reduction zu sprechen scheint (Cryptobranchus). Bei Salamandrinen noch vorhanden, fehlt dieser dorso-ventral sich erstreckende Muskel gänzlich bei den Anuren. Der Muskel ist aufgelöst. Die ventrale Fortsetzung dieses Muskels endigt wieder in

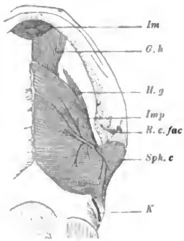
einer Aponeurose, und schließt sich unmittelbar an die Hyoidportion eines *Intermandibularis* an, welche median mit dem anderseitigen in einer Zwischensehne zusammentrifft. Bedeutend verbreitert tritt der Muskel mit seinem vorderen Abschnitte unter einen zweiten *Intermandibularis*, welcher vom Unterkiefer entspringt.

Fig. 400.



Ventralseite des Kopfes von Menopoma.

Fig. 401.



Ventralseite des Kopfes von Menopoma. Tiefere Muskeln.

Im. a Intermandibularis anterior. *Imp* Intermandibularis posterior. *Sph. c* Sphincter colli. *H. g* Hyoglossus. *G.h* Geniohyoideus. *K* Kiemenspalte. *Apon* Aponeurose. *N.mh* Nervus mylohyoideus. *R c fac* Ram. cutan. facialis. *Im* Intermandibularis. (Nach G. Ruge.)

Von diesem gilt wieder das bei den Selachiern bezüglich der Innervation Bemerkte. An einem dritten intermandibularen Muskel, welcher den vordersten Winkel einnimmt (Fig. 401 *Im*), gehen die Muskelbündel ohne Zwischensehne in einander über (Menopoma, Fig. 401), oder eine vorderste Portion ist von dem vorderen Kiefertheile abgerückt und tritt mit schräger Richtung über die mandibulare Ursprungsportion. Diese intermandibulare Muskulatur ward auch als »Mylohyoideus« anterior und posterior aufgeführt, was wenig zweckmäßig erscheint.

In der dorsalen Region gewinnt vor und zum Theile auch unter der oberen Constrictorportion ein aus der tieferen Constrictorlage entsprungener Muskel Bestand, welcher bei differentem Ursprunge sich in der Nähe des Kiefergelenkes an den Unterkiefer befestigt. Er vermag als *Abductor mandibulae* (*Depressor mandibulae*) wirksam zu sein (Fig. 397 *Abd.m*). Während die gleiche Bewegung vorher durch die ventrale Muskulatur geleistet ward, kommt sie jetzt durch jene neue Differenzirung zu Stande. Mit seinem Ursprunge zerfällt der Muskel in mehrere Portionen, die theils am Cranium, theils vom Hyoid, auch von der oberflächlichen Fascie weit nach hinten zu ausgehen, und wie eben so viele gesonderte Muskeln genommen werden könnten. Der Fascienursprung muss als der primitivere gelten, da er mehr als die anderen mit dem Ursprungsverhalten des Constrictor im Einklange steht. Dass übrigens in diesem Muskel auch Portionen der folgenden Metamere enthalten sein werden, geht aus der Anastomose der betreffenden Facialiszweige mit dem N. glossopharyngeus hervor.

Die Mehrfachheit des Ursprunges bleibt auch bei *Reptilien* erhalten (Fig. 403 *Abd.m*), wo außer den Ursprüngen von der Fascie auch solche vom Hyoid bestehen. Sie gewinnen bei Lacertiliern differente Insertionen am Unterkiefer. Einheitlich wird der Muskel bei den *Crocodilen* mit rein cranialem Ursprunge und mandibularer Insertion dicht hinter dem Kiefergelenke. In ähnlicher Art zeigt er sich auch bei den

Fig. 402.

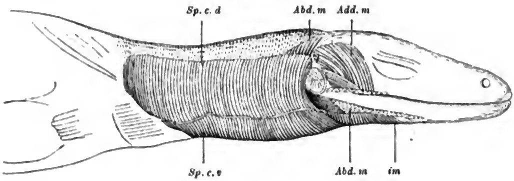


Fig. 403.

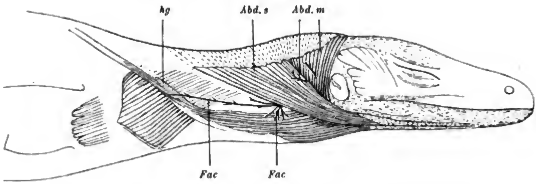
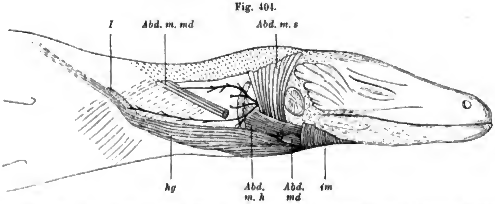


Fig. 404.



Seitliche Ansichten von Kopf und Hals von **Monitor**. *Sp.c.d*, *Sp.c.v* Sphincter colli dorsalis und ventralis. Andere Bezeichnungen wie früher. (Nach G. Ruge.)

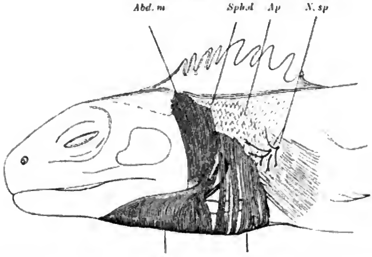
Vögeln, mit der Besonderheit, dass eine Portion an die untere Begrenzung der Paukenhöhle gerückt ist. Den *Säugethieren* kommt der gleiche Muskel als hinterer Bauch des *Biventer maxillae inferioris* (Digastricus) zu; nachdem ein vorderer Bauch aus dem Gebiete des Mylohyoideus unter Änderung des Faserverlaufs in die Längsrichtung sich mittels Zwischensehne jenem verbunden hatte. Die primitive

Beziehung des Constrictor zum Zungenbeinbogen bleibt am deutlichsten in dem M. mylohyoideus ausgesprochen, welchen eine tiefe Constrictorlage repräsentirt. Bei den Monotremen ist er durch einen transversalen Muskel vertreten. Auch der *M. stapedius* gehört in die gleiche Kategorie, und ist in den niederen Abtheilungen schon durch bestimmte Züge dargestellt. Bei Crocodilen ist er längere Zeit gemeinsam mit einem *Depressor* der Ohrklappe, welcher mit einem *Levator* desselben Theils aus einer Sonderung einer Partie des Abductor mandibulae entsprang. Der bis zu den Sauropsiden bedeutende intermandibulare Theil des Constrictor, der schon bei Selachiern begann, ist in der Mylohyoideusgruppe erhalten geblieben.

Die in der Structur der Gesammtheit der Constrictoren liegende subdermale Entfaltung (vergl. Fig. 392 *Cs 2-5*) giebt sich an der dem Hyoidbogen zugetheilten Portion in fortschreitender Weise kund. Die Ausbreitungen im M. opercularis, auch das Verhalten der Membrana branchiostega bieten sich unter den Fischen als Beispiele dafür dar. Die ventrale Ausdehnung, wie sie schon bei Haien, zum Intermandibularis führend, begann, ist auch mit einer Fortsetzung nach hinten zu verbunden (Dipnoi) und auch bei Amphibien ist nichts weniger als eine Einschränkung der hierher gehörigen Muskulatur erkennbar, wenn auch bei den Kiemenspalten bewahrenden Formen diese letzteren eine Grenzmarke abgeben (Fig. 400), deren Gegend selbst bei den der Kiemenlöcher entbehrenden Amphibien respectirt wird. Kein Faserzug des besprochenen Constrictor tritt distal über diese Grenze. Bei den Reptilien wird sie überschritten, und es beginnt bei Sphenodon eine Ausbreitung dorso-ventraler Züge vom Kopfe gegen die Schulterregion, wobei ventral ein continuirlicher Anschluss an den Intermandibularis stattfindet (Fig. 405). Bei *Lacertiliern* treten die lateral noch vereinzelten Züge in geschlossene Anordnung, und wir treffen jetzt eine über die gesammte Halsregion ausgebreitete, hinter dem Trommelfell beginnende Muskelschicht, den *Sphincter colli*, welcher an jeder Seite eine sehnige Unterbrechung besitzt (Fig. 402, Monitor). Dieser Zustand ist bereits bei Selachiern vorbereitet, indem eine sehnige Zwischenschicht sich in den Muskel erstreckt (Fig. 409). Beide Abschnitte bleiben jedoch unter der Herrschaft des Facialis, welcher in Fig. 403 sich dem Muskel gemäß in zwei Abschnitte (*Fac*, *Fac'*) getheilt hat. Einen sehr primitiven Zustand bietet die Facialismuskulatur bei Sphenodon, wo alle Theile noch im Zusammenhang stehen (Fig. 405). An den noch weit oben entspringenden Abductor mandibulae (*Abd.m*) schließen sich Züge (*Sph.d*), die ventral in den Intermandibularis sich fortsetzen, und daran reihen sich weiter abwärts entspringende Bündel, welche in den schwachen Sphincter colli fortgesetzt sind. Bei Iguana läuft er in die integumentale Kehlfalte aus, als Heber derselben thätig. Sehr bedeutend ist die Entfaltung dieses Muskels bei den Schildkröten. In etwas minderer Ausbildung, und ohne jene Trennung, kommt der Muskel den *Crocodilen* zu mit einer vorderen und einer hinteren Portion auftretend, wobei für die hintere nicht sicher ist, ob sie nicht einem folgenden Gebiete angehört. In der ventralen Medianlinie begegnen sich die bezüglichen seitlichen Theile, und können sich sogar durchflechten. Der bei den Reptilien stattgehabte Erwerb des Sphincter colli hat

sich auch auf die *Vögel* vererbt, und hier sehen wir denselben als Ringfaserschicht in der gesammten Länge des Halses. Zu einer bedeutend höheren Ausbildung gelangt diese Muskulatur bei den *Säugethieren*, bei denen wir sie fast die gesammte Oberfläche des Kopfes und von da noch fernere Regionen beherrschen sehen.

Fig. 105.



Sphenodon. *N.sp* Spinalnerven. *Ap* Aponeurose. Andere Bezeichnungen wie früher. (Nach G. Ruge.)

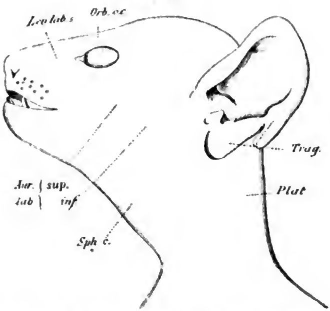
Der bei den meisten Sauropsiden mit einem Theile seines Ursprunges noch von der Rückenfascie ausgehende *Abductor mandibulae* ist auf das Cranium beschränkt. Bei vorhandenem Proc. paramastoideus geht er von diesem aus (Ungulaten), oder er entspringt unmittelbar vom Cranium. Er heftet sich medial an den hinteren unteren Rand der Mandibel oder weiter nach vorn hin, womit seine Leistung sich erhöht. Er bleibt ein einheitlicher Muskel bei Monotremen, Beutelthieren, Carnivoren und manchen anderen, indess er sonst mit Gewinnung eines zweiten Bauches sich zu einem *Digastricus* gestaltet. Dieser zweite vordere Bauch gehört scheinbar (s. oben) einem anderen Nervengebiete an (Trigeminus) als der ursprüngliche hintere, und erscheint als eine vom Mylohyoideus abgetrennte Schicht, die ihren Faserverlauf abgeändert hat. Die Zwischensehne zeigt sich in verschiedener Ausbildung und heftet sich in der Regel ans Zungenbein. Für den Übergang des Abductor mandibulae in einen Digastricus bestehen sehr verschiedene Zustände. Unter den Ungulaten ist der hintere Bauch noch an den Unterkiefer breit inserirt, indess sich von ihm eine schlanke, zum vorderen Bauche verlaufende Sehne ablöst (Pferd). Unter den Primaten kommen noch bedeutendere Differenzen vor, von denen nur der bei manchen Affen bestehenden Verbindung beider Endsehnen des hinteren Bauches vor dem Zungenbein gedacht sein soll.

Die oben erwähnte Muskulatur schließt sich bei den *Monotremen* als *Sphincter colli* an die niederen Zustände an. Bei Ornithorhynchus besteht er in einfachster Weise aus queren Muskelbündeln, welche in der ventralen Medianlinie sich durchflechten. Die Bündel überschreiten aber vorn den Mundwinkel nicht. Die queren Bündel erhalten sich in dem vorderen Abschnitte auch bei Echidna, allein es sind hier schon Züge in den Gesichtstheil des Kopfes um das Auge, nach der Umgebung des Mundes abgezweigt, einem primitiven Buccinator entsprechend, welcher bei Ornithorhynchus noch fehlt, und gegen die Brustregion ergiebt sich eine sehr lebhafte Durchkreuzung der Bündel (s. weiter unten Fig. 435). Eine sehr kräftige Schicht umhüllt die Schulterregion und die Vordergliedmaßen, diese in dorsoventraler Richtung umfassend. Diese dem Nervus facialis angehörige Muskulatur

erweitert ihr Gebiet bei den Säugethieren auf die angrenzenden Regionen, und indem man ontogenetisch ihre erste Anlage im Gebiete des Hyoidbogens erkennen konnte (RABL), so wird man hier wieder vor einen Process geführt, durch welchen eine großartige und bedeutungsvolle Wanderung der Muskulatur sich vollzieht. Sie verbreitet sich nicht bloß wie schon bei Monotremen und in den phylogenetisch noch älteren Zuständen über Hals und Nacken, sondern vielmehr noch über den Kopf, theils vor, theils hinter dem Ohre sich erstreckend. Der erstere Abschnitt gelangt in die Umgebung des Auges und der äußeren Nase und ist dabei in jene Hautfalten fortgesetzt, welche die Begrenzung des Mundes bilden. Diese Portion überkleidet somit die Kiefer, und mit dem Integumente frei vorwachsend, schließt sie zuerst lateral, dann auch vorn einen vor den Kiefern befindlichen Raum ab, die *Wangenhöhle oder das Vestibulum oris*, wozu der Eingang zwischen dem oberen und unteren Rande der muskulös gewordenen Hautfalte als *Mundspalte* besteht. Deren bewegliche Ränder sind die *Lippen*. So empfängt die Mundhöhle noch einen Vorraum, welcher für sie und die Nahrungsaufnahme von großer Bedeutung wird. Die Bewältigung der Nahrung und die Arbeit des Gebisses erhalten damit in vielerlei Art sich darstellende Modificationen, die alle auf eine Vervollkommnung der Leistung gerichtet sind.

In keinem Gebiete des Muskelsystems ist die Differenzirung einzelner Muskeln aus größeren Einheiten so deutlich wahrnehmbar, als in diesem Hautmuskel, welcher mit der Ausdehnung auf den Kopf in den ihm hier begegnenden neuen und mannigfaltigen Verhältnissen den Anstoß zur Sonderung empfängt. So wird dieser Abschnitt complicirt im Gegensatze zu dem am Halse gebliebenen Theile. An diesem kommt es aber doch zu einer wenn auch einfacheren Sonderung, für welche bei den Sauropsiden noch kein Anfang besteht. Die ursprüngliche Ringschicht wird in zwei in ihrem Verlaufe sich schräg kreuzende zerlegt. Der *oberflächlichen* kommt die bedeutendere Ausdehnung zu. Seitlich den Hals bedeckend, erstreckt sie sich sowohl nach hinten zum Nacken, als auch über den Unterkiefer zum Gesicht, wo sie sich als *Subcutaneus faciei* ausbreitet. In ihrer Gesammtheit stellt sie das *Platysma myodes* (Latissimus) vor. Die zweite oder tiefe Schicht besteht mehr aus Bündeln, welche von vorn, bei bedeutender Ausdehnung von der Nähe

Fig. 406.



Gesichtsmuskeln von Lepilemur mustelinus. Erklärung im späteren Texte. (Nach G. Ruge.)

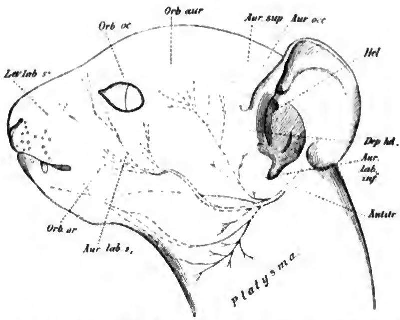
des Sternum aus aufwärts sich verbreiten und gleichfalls zum Gesicht emportreten. Sie wird als *Sphincter colli* (Fig. 406 *Sph.c*) vom Platysma unterschieden. Beide Schichten entsprechen zusammen dem Sphincter colli der Sauropsiden, der auch bei den Monotremen sich erhalten hat.

An dem Verlaufe am Halse oder in der Fortsetzung weiter abwärts stets Hautmuskel bleibend, tritt mit der Sonderung am Kopfe auch eine Verbindung mit dem Skelet hervor. Die um die Öffnungen am Kopfe sich gruppirenden Portionen *befestigen sich zum Theil am Skelet*, erlangen dadurch besondere Functionen und bilden sich auch unter Änderung der Verlaufsrichtung zu selbständigen Muskeln aus, welche jedoch durch ihren nachweisbaren Zusammenhang mit den Nachbarn die ursprüngliche Zusammengehörigkeit kund geben.

§ 178.

Die bestehende primitive Sonderung der beiden Schichten lässt auch deren Differenzirung gesondert betrachten. Für das *Platysma* haben wir den Halstheil als *Subcutaneus colli* zu unterscheiden. Dessen hinterer, gegen den Nacken gelangter Abschnitt ist durch die Ohröffnung mit dem äußeren Ohre von dem vor ihr auf den Unterkiefer zum Gesicht übertretenden getrennt. Jener hintere Theil

Fig. 407.



Gesichtsmuskeln von Propithecus. Der N. facialis ist zum Theil punktirt dargestellt. *Orb.oc* Orbicularis oculi. *Orb.aur* Orbito-auricularis. *Orb.or* Orbicularis oris. *Aur.lab.s* Auriculo-labialis superior. *Aur.lab.inf* Auriculo-labialis inferior. *Lev.lab.s* Levator labii superioris. *Hel* Helix. *Dep.hel* Depressor helicis. *Antitr* Antitragicus. *Aur.sup* Auricularis superior. *Aur.occ* Auriculo-occipitalis. (Nach G. Ruge.)

erstreckt sich in querem Verlaufe vom Nacken auf die Hinterhauptsregion bis zum Ohre. Er stellt damit einen *Auriculo-occipitalis* (*Aur.occ*) vor, der am Hinterhaupte Befestigung nimmt (Fig. 407). Aus ihm gehen bei den Prosimiern ein M. occipitalis und ein Auricularis posterior, die beide noch manche engere Beziehung zu einander zeigen, hervor. Der *Occipitalis* ordnet seine Züge in schräger Richtung auf dem

Hinterhaupte. Der *Auricularis posterior* (Fig. 407) behält mehr queren Verlauf und sondert sich in mehrere Lagen, von denen die oberflächliche, meist von der tieferen sich trennend, auf der Hinterfläche der Ohrmuschel eine besondere Muskulatur hervorgehen lässt. Wo das Platysma seine Ausdehnung gegen den Nacken verloren hat, wie schon bei einigen Prosimiern, auch vielen catarrhinen Affen, zeigt sich jene postauriculare Muskulatur in einer gewissen Selbständigkeit, bei vielen Säugethieren mit größeren Ohren geht daraus sogar eine Anzahl sehr ausgebildeter Muskeln hervor. Nach dem niederen Zustande jener Muskulatur bei Prosimiern ist es nicht unwahrscheinlich, dass von da auch an die anderen Säugethierabtheilungen Anschlüsse sich ergeben werden. Von diesen ist die Existenz des *Platysma* in allgemeiner Verbreitung bekannt. Es muss aber von sonst noch vorkommenden Hautmuskeln, die über den Rumpf sich erstrecken, unterschieden werden, wenn es auch selbst, unter Einschlagung verschiedener Richtungen, neue Sonderungen entstehen lässt.

Die dem postauricularen Theile des Platysma entstammende Muskulatur des äußeren Ohres trennt sich in zwei Abschnitte, jene, welche, die Befestigung am Hinterhaupte behaltend, zur Ohrmuschel tritt, und jene, welche nach Aufgabe der occipitalen Verbindung auf die Ohrmuschel selbst gelangt ist. Die letztere Partie ist im indifferenteren Zustande eine einheitliche Schicht, welche aber bei manchen Prosimiern in mehrere Reihen auf einander folgender kurzfaseriger Muskelstreifen gegliedert sein kann, durch deren Wirkung das Ohr in Querfalten gelegt wird (Chiromys). Eine ähnliche Einrichtung waltet auch bei den Chiropteren.

Der zum Gesicht verlaufende Abschnitt des Platysma erlangt durch die Mannigfaltigkeit der hier für die Sonderung gegebenen Bedingungen eine reichere Ausbildung. Er bildet bei den Prosimiern und auch in vielen anderen Abtheilungen eine zusammenhängende Muskelschicht (Fig. 407). Indem ein Theil der über den Unterkiefer ziehenden Bündel an diesem Befestigung nimmt, entstehen daraus neue Muskeln. Ein schon bei Prosimiern vorn am Unterkiefer befestigtes Bündel verändert seine Faserrichtung, indem es gegen das Kinn zu ausstrahlt (*Mentalis*). Seitlich am Unterkiefer befestigte Bündel, die ihren Verlauf zur Unterlippe beibehalten, stellen den bei den Primaten erscheinenden *Quadratus labii inferioris* vor.

An die faciale Platysmaschicht, die in der Hauptsache zur Unterlippe zieht, schließt sich eine das Gesicht bedeckende Muskelplatte an, der *Subcutaneus faciei*. Dieser erstreckt sich vom Ohre gegen die Mundspalte und ebenso über die Schläfengegend nach der Orbita (Fig. 406). Eine untere Portion, *Auriculo-labialis inferior*, besitzt größtentheils directen Anschluss an das Platysma, aber am Ohre gewonnene Verbindungen (*Aur.lab.inf*) lassen aus den dort bleibenden Zügen einen dessen Concha außen umfassenden Muskel entstehen (Tragico-antitragicus), der als ein Schließmuskel des Ohres wirkt und aus welchem sich wieder zwei Muskeln sondern.

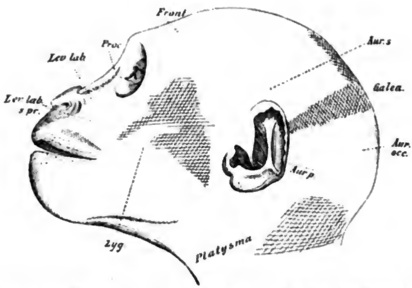
Die breitere obere Portion des facialen Platysma, *Auriculo-labialis superior* (Fig. 407), zieht theils zur Mundspalte und lässt mit Bündeln, die am Jugale sich anheften, den *Zygomaticus* hervorgehen (Fig. 408), theils schließt sie sich um die Orbita und erstreckt sich von da in die als Augenlider sich darstellenden Hautfalten. Ihre so das Auge umkreisenden Züge nähern sich dann am inneren (vorderen)

Augenwinkel einander, wo sie Befestigung nehmen können. Sie lassen damit den *Orbicularis oculi* (*Orb.oc*) entstehen (Fig. 407). Dieser behält in der Regel noch seinen ursprünglichen Zusammenhang mit dem Zygomaticus, der auch bei vielen Affen eine breite Schicht vorstellt (Fig. 408 *Zyg*).

Vom medialen Theile des Orbicularis oculi zweigt sich eine Partie seitlich von der Nase gegen die Oberlippe ab und erlangt auch manche Ursprungsbefestigung am Oberkiefer. Sie bildet den *Levator labii superioris*, der auch auf den Nasenflügel sich erstrecken kann (*Lev. l. s. alaeque nasi*).

Die oberste Partie des Subcutaneus faciei, der *Orbito-auricularis*, zieht vom Supraorbitalrande zum Ohre und wird an ersterer Stelle theilweise vom Orbicularis oculi überlagert (Fig. 407). An der Ohrmuschel sich befestigende Züge beginnen schon bei den Prosimiern sich von den Supraorbitalen zu trennen und nehmen auch einen divergenten Verlauf. Sie bilden einen *Auricularis superior* (Fig. 408). Vordere

Fig. 408.



Gesichtsmuskeln eines jungen Gorilla. *Proc* Procerus nasi. Die anderen Bezeichnungen wie früher. (Nach G. Ruge.)

Theile desselben, welche die ursprüngliche gegen die Orbita sehende Richtung beibehalten, vielleicht auch durch neue Ausbreitung des Auricul. sup. erhalten, stellen den *Auricularis anterior* vor. Die orbitale Portion des Orbito-auricularis breitet sich als *Frontalis* nach der Stirne zu aus (Fig. 408). Die Ausbildung dieses Muskels zu größerer Selbständigkeit geht Hand in Hand mit der Vergrößerung des Cavum cranii und der daraus folgenden Wölbung des Schädeldaches. Bei Prosimiern und den meisten Affen erstreckt er sich nahe an die vordere Grenze des Occipitalis, mit dem er sich in wenigen Fällen bei größerer Ausdehnung des Schädeldaches durch eine dünne Zwischensehne verbindet. Bei anthropoiden Affen und mehr noch beim Menschen geht aus dieser Zwischensehne die mit der Kopfhaut verbundene *Galea aponeurotica* hervor (Fig. 408).

Aus der als *Sphincter colli* bezeichneten tiefen Schicht des Hautmuskels geht nur der Mundspalte angehörige Muskulatur hervor. Der Muskel hat bei Arcto-

pithecus (Hapale) die mit den Prosimiern übereinkommende Verbreitung am Halse. Er tritt auf dem Unterkiefer mit bogenförmigen Zügen in die Umgrenzung der Mundspalte. Dieser Gesichtstheil ist bei den Affen der einzige. Jene Züge bilden, von der einen Seite in die andere fortgesetzt, den *Orbicularis oris*. Eine laterale Portion desselben befestigt sich am Oberkiefer und läuft in die orbiculare Schicht aus. Sie stellt den Caninus vor, der bei Prosimiern sich zu sondern beginnt. Mehr medial löst sich ein Theil des Orbicularis aus dem Verbande und begiebt sich zur Nase, auch über deren Rücken (*Nasalis*). Gegen den Infraorbitalrand zu inserirte Bündel, die sich am Mundwinkel dem Orbicularis wieder zumischen, bilden einen *Maxillo-labialis* (Levator labii sup. proprius) (Fig. 408 *Lev.lab.s.pr*). Aus dem lateralen Theile des Caninus oder des Orbicularis, wie er bei Prosimiern besteht, setzen sich bei den Primaten Züge durch die zur Unterlippe verlaufende Platysmaschicht. Sie durchbrechen diese und breiten sich divergirend aus. Durch Fixirung am Unterkiefer kommt ihnen eine größere Selbständigkeit zu, welche mit der Erreichung des Kieferrandes sich steigert. Dann erscheint der Muskel als *Triangularis*, wie ihn der Mensch besitzt.

Mit dem Orbicularis oris zeigt sich auch der *Buccinator* im Zusammenhang, bei Prosimiern eine einfache Muskellage, welche sich über die Wangenschleimhaut nach hinten erstreckt, allein sie ist zumeist oben und unten nicht vollständig bedeckt. Auch eine Portion des Caninus kann in ihn übergehen (Lemur nigrifrons). Befestigungen seiner Fasern an den Kiefern lassen den Muskel bei den Primaten auf eine höhere Stufe treten, und dazu kommen noch neue, vom Orbicularis in ihn übertretende Bündel. Dadurch bilden sich im Muskel mehrfache Schichten aus. Bei den Affen mit Backentaschen findet sich der Muskel in besonderer Ausbildung.

Die den *Sphincter colli* darstellende tiefe Muskelschicht gelangt bei Prosimiern zum unteren Augenlide, für welches sie hier einen Depressor vorstellt. Der *Nasalis* zeigt seine Ausbildung an jene der äußeren Nase geknüpft und sondert sich wieder in mehrere Portionen. Bei einer Verlängerung der Nase zu einem Rüssel treten in diesen sehr selbständig gewordene Muskeln, von denen es aber noch unsicher ist, ob sie alle aus dem Nasalis stammen. So bei Talpa, bei Schweinen und Tapiren. Sehr hochgradig differenzirt ist diese Muskulatur im Rüssel des Elephanten.

Außer den über das Muskelsystem angegebenen Werken s. vorzüglich G. Ruge, Über die Gesichtsmuskulatur der Halbaffen. Morph. Jahrb. Bd. XI. — Untersuch. über d. Gesichtsmusk. d. Primaten. Leipzig 1887. — Gesichtsmuskeln eines jungen Gorilla. Morph. Jahrb. Bd. XII. — Die Hautmuskeln der Monotremen. Jena 1895.

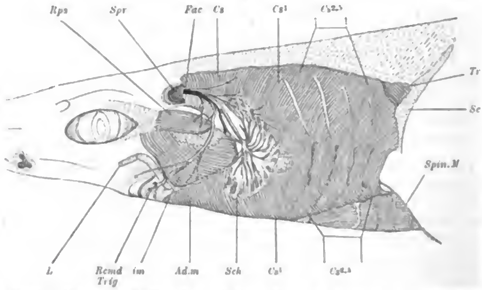
Ob der beim *Igel* so bedeutend ausgebildete Hautmuskel hierher gehört, ist fraglich. Er zerfällt in einen den Rücken des Rumpfes bis zum Kopfe bedeckenden Abschnitt (Cucullus), der sich mit stärkeren Massen gegen die ventrale Schicht abgrenzt. An letzterer umfassen vom Halse kommende Züge die Schulter und treten zum Bauche, wohin sich wiederum über Hals und Brust kommende Züge begeben. Dazu kommen noch quere, vor dem Ohre über den Kopf herab, und andere, über die Schulter zur Brust verlaufende Muskelbänder (S. Himli, Über das Zusammenkugeln des Igels. Braunschweig 1804. Walter, Erin. europ. anat. Göttingen 1818. Seubert, op. cit.). Es ist wahrscheinlich, dass dieser Apparat durch Betheiligung mehrerer Muskeln zu Stande kam.

Wir sahen, wie aus einem Hautmuskel, indem derselbe, zum Gesicht emporgetreten, dort neue Beziehungen gewinnt, eine reich gegliederte Muskulatur entsteht, die nicht nur in ihren einzelnen Bestandtheilen verschiedene Functionen übernimmt, sondern auch in ihrer Gesammtheit *als mimische Gesichtsmuskulatur den physiognomischen Ausdruck bestimmt.* Dadurch erheben sich die Säugethiere über die übrigen Wirbelthierclassen. Die Entfaltung dieser Muskulatur ist bei den Monotremen noch nicht zu Stande gekommen. Bei den Cetaceen ist sie wahrscheinlich größtentheils zur Rückbildung gelangt.

§ 179.

Muskulatur der Vagusgruppe. Während Kiefer- und Hyoidbogen in ihren mannigfachen Differenzirungen sowohl unter sich als auch gegen die übrigen Visceralbogen bedeutende Besonderheiten boten, so ist für die übrigen Visceralbogen, die bei Fischen allgemein die Kiemenbogen sind, eine gewisse Gleichartigkeit die Regel, und beides kommt auch an der Muskulatur dieser Theile zum Ausdruck. Der gesonderten Betrachtung der Muskulatur des Trigeminus- und des

Fig. 409.



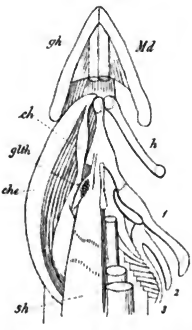
Seitliche Ansicht von Kopf- und Kiemenregion von Acanthias. *Spr* Spritzloch. *L* Lippenknorpel. *Sch* Schleimcanäle. *Sc* Scapulartheil des Schultergürtels. *Tr* Trapezius. *Spin. M* spinale Längsmuskeln. *Fac* Facialis. *RcmdTrig* Ram. cut. mand. trig. *Cs* Constrictor superf. Cs^{1-5} derselbe für 1.—5. Kieme. Andere Bezeichnungen wie früher. (Nach G. Ruge.)

Facialisgebietes lassen wir daher die Vorführung der Glossopharyngeus- und der Vagus-Muskulatur folgen, zunächst unter Wiederholung der allgemeinsten Verhältnisse der Constrictoren, auch in Beziehung auf die Constrictoren der beiden ersten Visceralbogen (vergl. Fig. 409). Gegen den bei Notidaniden und manchen anderen Haien in der Länge der Kiemenspalten sich ausdrückenden primitiveren Befund erscheint bei anderen in einer Verkürzung der Kiemenspalten eine Veränderung (Fig. 409), an welcher die Constrictoren in so fern betheiligt sind, als sie in den in größerer Ausdehnung zur Oberfläche gelangenden Septen Ursprünge nehmen,

oder doch Befestigung finden. Die den Kiemenbogen zugetheilte tiefe Muskulatur ist in eine größere Anzahl meist kleinerer Muskeln gesondert, welche auch functionell differente Gruppen vorstellen, von denen ein Theil in Fig. 394 dargestellt ward (Interbranchiales, Adductores arcuum, Intraarcuales u. a.). Diese finden sich ähnlich auch bei den Stören und kommen sehr mannigfach den Teleostei zu, bei welchen beiden auch Levatores arcuum branchialium bestehen. Wenn solche bei Selachiern nicht wahrgenommen sind, so dürfte wohl eine seriale Muskulatur sie repräsentiren, welche auch den M. trapezius hervorgehen lässt, und auf welche wir am Schlusse dieses Paragraphen zurückkommen werden.

Die von der Basis cranii entspringende Levatorengruppe bleibt auch bei Amphibien erhalten, vorübergehend in den Larvenzuständen der Caducibranchiaten, dauernd bei Perennibranchiaten. Von ventraler Muskulatur ist ein vom Hyoid zum ersten Kiemenbogen verlaufender, in beiden genannten Abtheilungen sehr ansehnlicher Muskel, der Cerato-hyoideus externus zu nennen (Fig. 410 *che*), welcher dem Glossopharyngeusgebiet angehört. Er deckt einen viel schwächeren Cerato-hyoideus internus (*ch*), welcher bei gleichem Ursprunge mit dem vorigen nur die Basis des ersten Kiemenbogens erreicht. Auch bei den Sauropsiden bleibt Muskulatur an diesem Skelettheil erhalten, eine den ersten Kiemenbogen begleitende Schicht (Fig. 284 *m*), die wohl auf die Bewegung der Zunge wirkt, während schon die mit dem gänzlichen Verluste der Kiemen verknüpfte Umgestaltung auch für die Muskulatur der Kiemen weit vorgeschritten ist. Da ist es erstlich die Entstehung des Kehlkopfes, dessen Muskeln aus jenen der Kiemenbogen hervorgehen. Dann kommt die auf Kosten der »Kiemenhöhle« erfolgte Ausbildung des Pharynx in Betracht, wobei die Muskulatur in neue Functionen tritt und Kehlkopfmuskeln das Stadium von Pharynxmuskeln durchliefen. Beim Kehlkopf wird Genaueres anzugeben sein.

Fig. 410.



Kiemenmuskulatur von Proteus von der Ventralseite. *glth* Glandula thyreoidea. *Md* Mandibula. *h* Hyoid. *1, 2, 3* Kiemenbogen. *sh* Sternohyoideus. *ch* Cerato-hyoideus internus. *che* Cerato-hyoideus externus. *gh* Genio-hyoideus. (Nach J. G. FISCHER.)

Mit den dorsalen Ursprüngen des Constrictor, vorzüglich mit den tiefen Portionen desselben im Zusammenhange, entspringt bei Haien die vorhin mit dem Trapezius erwähnte Muskulatur. Sie sendet eine variable Zahl von Bündeln zu den oberen Enden von ebenso vielen hinteren Kiemenbogen, und vier solcher Insertionen bestehen noch bei Acanthias, indess Scymnus wie Heptanchus nur den letzten Bogen versorgt zeigen. Aber bei allen erstreckt sich eine letzte Zacke, welche immer die bedeutendste ist, zum dorsalen Ende des Schulterknorpels. Den gesammten Muskel innervirt der N. vagus. Dass die größere Verbreitung des

Muskels den primitiveren Zustand vorstellt, ist wohl zweifellos, so dass wir annehmen dürfen, der Muskel sei, ähnlich wie noch vereinzelt (Acanthias), ursprünglich allen Kiemenbogen zugekommen. Die Schultergürtelportion gewinnt in dieser Beleuchtung besondere Bedeutung, indem die mit den Kiemenbogen gleiche Versorgung mit einer Zacke des genannten Muskels auch auf die gleiche Genese des Schulterknorpels mit den Kiemenbogen schließen lässt. Damit kommt jener von mir begründeten Auffassung eine neue Stütze zu.

Mit der ganzen Muskelserie ist bei Ganoiden (Stör) und Teleostei auch die zum Schultergürtel tretende Muskelmasse verschwunden, welch letzterer Umstand mit der in den genannten Abtheilungen vorhandenen cranialen Verbindung des Schultergürtels im Zusammenhange steht. Nur noch den *Chimären* kommt ein dem Trapezius homodynamer Muskel zu, aber abgelöst von der Muskulatur der Kiemen. Es kommt also der schon bei Selachiern vorhandene *Trapezius* (*Cucullaris*) (Fig. 409 *Tr*) erst wieder mit den Amphibien zum Vorschein, und erhält sich von da ab bei allen Vertebraten als ein wirksamer Muskel der Vordergliedmaße.

Der *Trapezius* zeigt bei Amphibien (Urodelen) den Ursprung fast unmittelbar am Ursprunge der Levatoren und nimmt am Knorpel der Scapula Insertion: unter den *Reptilien* zeigen die Lacertilier den Muskelursprung oberflächlich von der Halswirbelsäule und auch vom Schädel, indess bei Crocodilen nur der cervicale Ursprung besteht. Die Insertion hält sich an der Scapula auch noch bei *Vögeln*, während bei *Säugethieren* sowohl für Ursprung als auch für Insertion des Trapezius eine bedeutende Ausbreitung statt hat, was zur Bildung differenter, sogar als selbständige Muskeln erscheinender Portionen führt. Der Ursprung von der Halswirbelsäule erstreckt sich zum Kopfe und zwar bis zum Zitzenfortsatz oder der diesem entsprechenden Region, während er an der Wirbelsäule sich über deren thoracale Region ausdehnt. Ebenso dehnt sich die Insertion von der Spina scapulae und dem Acromion zur Clavicula, ja sogar zum Sternum. Diese Portion (*Sterno-cleido-mastoideus*) kann von dem übrigen Muskel getrennt sein, auch wieder in neue Portionen zerfallen (Ungulaten). Wie auch dieser Muskel dem Kopfe entfremdet ist, so verweist doch die Innervation (Accessorius vagi) auch bei den Säugethieren noch auf die Abstammung, welche auch die Aufführung bei der Kopfmuskulatur begründen ließ.

Ein zweiter vom Vagus innervirter Muskel des Schultergürtels, ist der an der Scapula entspringende und endende *Interscapularis*, welcher bei Anuren vorkommt. Seine Lage an der Innenseite der Scapula entspricht jener der M. adductores branchiarum der Selachier, so dass er hierauf bezogen werden kann (FÜRBRINGER).

Außer der Muskulatur des Bulbus oculi, die wir zweckmäßiger beim Sehorgan betrachten, bestehen am Kopfe noch ventrale, der Muskulatur des Stammes entsprungene Muskeln, welche von Spinalnerven innervirt sind. Wir bringen diese mit den anderen Stammesmuskeln zur Vorführung.

Über Kopfmuskulatur s. vor Allem CUVIER, Hist. nat. des poissons. T. I. C. VOGT, Anatomie des Salmones (op. cit.). H. STANNIUS, Das peripherische Nervensystem der Fische. Rostock 1849, und Zootomie (op. cit.). ALBRECHT, Beitr. z.

Morphol. des M. omohyoideus. Diss. Kiel 1876. Ferner DUGÈS (l. c.), GOETTE (l. c.). B. VETTER, Untersuch. z. Vergl. Anat. der Kiemen- u. Kiefermuskulatur der Fische. Jen. Zeitschr. Bd. VIII. II. Theil ibidem Bd. XII. E. v. TEUTLEBEN, Kaumuskeln. Archiv f. Naturgesch. 1874. G. RUGE, Über d. peripher. Gebiet des N. facialis bei Wirbelthieren. Festschr. f. GEGENBAUR. Bd. III. 1896. J. G. FISCHER, Anat. Abhandl. über die Perennibranchiaten und Derotremen. I. Hamburg 1864. Die Berücksichtigung der Innervation giebt dieser Schrift grundlegende Bedeutung. A. ECKER, Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864. Neue Auflage von E. GAUPP. 1896. B. TIESING, Beitr. z. Kenntnis der Augen-, Kiefer- und Kiemenmuskulatur der Haie und Rochen. Jen. Zeitschr. Bd. XXX. G. KILLIAN, Die Ohrmuskeln der Crocodile. Jen. Zeitschr. Bd. XXIV. FR. VILLY, Development of the ear etc. the Frog. Quart. Journ. of Micr. Sc. 1890. F. WALTHER, Das Visceralskelet u. s. Muskulat. b. Amph. u. Rept. Jen. Zeitschr. Bd. XXI.

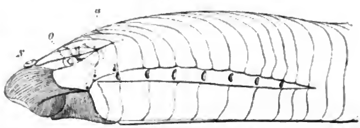
Von der Muskulatur des Körperstammes.

Niedere Zustände.

§ 180.

Wir haben in den aus einem Theile des Urwirbel hervorgegangenen Myomeren die Anlagen der Rumpfmuskulatur gesehen. Ihre Ausbildung führt sie in dorsaler wie in ventraler Richtung zur Umschließung des Körpers. In der Medianebene bleiben sie sowohl dorsal als ventral durch ein bindegewebiges Septum getrennt. Unter den Cyclostomen bleiben bei *Petromyzon* die durch die Myosepta von einander geschiedenen Segmente jeder der beiden *Seitenstammmuskelmassen* einheitlich, und bieten nur Ablenkungen nach vorn zu sowohl dorsal als auch ventral dar. Aber am vorderen Körpertheile kommt in der Kiemenregion eine neue Einrichtung zum Vorschein. *Der Seitenrumpfmuskel erstreckt sich über den Kiemenapparat.* Wir sehen dieses in Fig. 411 von Ammocoetes dargestellt. Dabei bleibt eine breite hinten wie vorn sich verschmälernde Lücke in der Ausdehnung des Kiemenapparates, dessen äußere Öffnungen in der Lücke liegen. Dadurch sind die hinter den Kiemen continuirlichen Muskelsegmente in zwei Abschnitte getrennt, die sich jedoch zum großen Theile correspondiren. Manchen ventralen Abschnitten entsprechen zwei dorsale, was vielleicht bei dem Herabrücken der Muskelmasse durch eine Concurrenz benachbarter Myomerentheile erfolgte. An den dorsalen ist die von hinten nach vorn zu immer bedeutender werdende Ausdehnung über die Kopfregion auffallend. Die dorsalen Endstrecken der Myomeren schieben sich hier weit nach vorn, und überlagern nicht nur das Gehörorgan (*a*), sondern nehmen auch oberhalb des Auges (*O*) Platz, bis zur Öffnung der Nase (*N*).

Fig. 411.

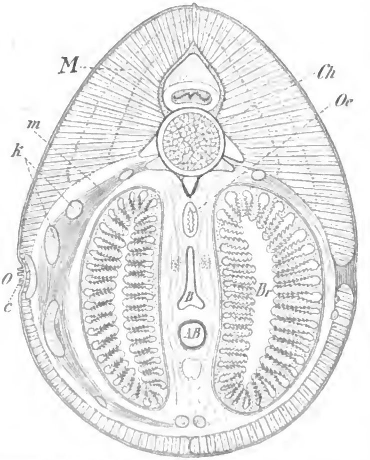


Seitenansicht des vorderen Körpertheiles von Ammocoetes nach Entfernung des Integuments. *N* Nasenöffnung. *O* Auge. *a* Gegend des Gehörorgans. *1, 2, 3* die vordersten Kiemenporen. (Nach HATSCHEK.)

Somit wird hier der gesammte Kopf von der Muskulatur des Rumpfes umschlossen. Am vorderen Theile nur oberflächlich, denn nur hinter der Ohrkapsel erstreckt sich die Muskulatur auch in die Tiefe (HATSCHEK).

Diese Erscheinung steht in einem lebhaften Gegensatze zu dem Verhalten der Acranier, deren Körperregionen ihre Muskulatur im primitiven Verbande aufweisen. Hier aber ist dagegen eine bedeutende *Verschiebung* eingetreten (HATSCHEK), welche von verschiedenen Factoren sich ableitet. Der wichtigste ist die mächtige Entfaltung des Kiemenapparates, welcher dadurch sich in die Rumpfregion bettet, in welche er wie eingeschoben sich ausnimmt. Auch dem als »Zunge« bezeichneten Apparate kommt ein Antheil zu. Auch eine theilweise Überrragung der Muskelsegmente kommt zum Ausdruck, so dass der Körperquerschnitt mehrere einander deckende Schichten zeigt (Fig. 412 *M*).

Fig. 412.



Querschnitt durch die Kiemenregion von Petromyzon Planeri. *M* Rumpfmuskulatur. *m* Kiemenmuskulatur. *Br* Kiementasche. *k* Theile von Kiemenbogen. *Oe* Oesophagus. *Ch* Chorda. Der Schnitt ist beiderseits ungleich, indem er einerseits nahe dem Rande einer Kiemenöffnung, *O*, andererseits entfernter davon liegt. *B*, *AB* Blutgefäße. *C* Cirren.

Bei diesem Zustande bewahrt jedoch die nicht sehr voluminöse Muskulatur der Kiementaschen ihre vollständige Unabhängigkeit (Fig. 412 *m*), sie bleibt ebenso dem Skelet der Kiemenbogen (*K*) zugetheilt, wie sich die sie überlagernde Rumpfmuskulatur nicht mit den Kiemen verbindet. Nur die oberflächlicher liegenden Knorpelringe der äußeren Kiemenöffnungen sind in den Bereich der Rumpfmuskulatur gerathen (s. Fig. 412 bei *O*), es bleibt aber dahingestellt, ob daraus eine functionelle Einwirkung hervorgeht.

Von diesem Process zeigt sich auch ein Theil bei den *Gnathostomen*. Vordere Myomere entsenden ventrale Fortsätze, oder man kann sagen, sie scheiden sich in einen dorsal bleibenden und einen ventral gerückten Abschnitt, wenn der letztere weit im Gebiet der Kiemenregion nach vorn tritt. Zwischen beiden bleibt auch hier ein Feld frei, an welchem die Kiemenbogen und Spalten offen

liegen, aber diese Fläche ist viel bedeutenderen Umfangs und der gesammte Vorgang tritt gegen den bei Cyclostomen bestehenden stark zurück, die dorsale Überlagerung ist durch Ausbildung des Craniums beschränkt, über welches die Muskulatur niemals sich fortsetzt, und in der ventralen Region ist der nach vorn getretenen Muskulatur nur medial Raum gegeben. Es erscheinen daher die Kiemenspalten in voller Ausdehnung und wo später eine Beschränkung ihres Umfanges schon bei Selachiern erscheint, wird diese durch die eigene Muskulatur, nicht durch übergetretene Seitenrumpfmuskeln ausgeführt (vergl. oben Fig. 409).

Causale Momente für diesen bei den Cranioten Kopf und Rumpf in engere Beziehungen zu einander bringenden Vorgang sind wahrscheinlich mannigfache, aber die Entstehung der Kiemen an den Kiemenbogen, welche für den gesammten Apparat einen größeren Raum beansprucht, dürfte der erste Anlass zur Verschiebung des Kiemenkorbes nach hinten, d. h. in den Rumpf gewesen sein. Die Scheidung der Myomeren bot den nöthigen Raum. Die bei den Cyclostomen viel bedeutendere Entfaltung des Kiemenbesatzes entspricht der relativ viel größeren Ausdehnung des Kiemenapparates. Für die Gnathostomen kommt noch ein Umstand hinzu, d. i. die allmähliche Abnahme des Umfangs der Kiemenbogen in distaler Richtung. Verschieden von den Cyclostomen, deren Kiemensäcke unter sich jeweils von ziemlich gleichem Umfange sind, zeigen die Gnathostomen, sehr deutlich bei Haien erkennbar, eine von vorn nach hinten fortschreitende Abnahme. Sie steht im Zusammenhange mit der Reduction, welche an den letzten Kiemenbogen bemerkbar wird. Es ist hier nicht der Ort, diese Reduction schärfer ins Auge zu fassen, vielmehr genügt die Betrachtung der Thatsache, dass der Kiemenapparat sich distal an Umfang verjüngt, während von den beiden ersten Visceralbogen ein bedeutender Umfang erreicht wird, wodurch der Contrast gegen die hintersten Bogen noch mehr sich erhöht. Da das Kiemengerüst unterhalb des Achsenskelets seine Lage hat, wird sich ventral an ihm die besagte Volumverminderung bemerkbar machen, und es muss gegen den Rumpf zu an der Körperoberfläche eine Einsenkung entstehen, welche durch ventral vom Rumpfe her vordringende Muskulatur einen Ausgleich findet.

Bei Ammocoetes bleiben die Muskelsegmente hinter dem Kiemenapparat intact, wenn auch eine Verschiebung über einander stattfindet, während die *Gnathostomen* eine *Trennung in einen dorsalen und einen ventralen* Abschnitt erkennen lassen. Der einheitliche Seitenrumpfmuskel zerfällt in zwei. Die Grenze wird oberflächlich durch die durch Sinnesorgane ausgezeichnete *Seitenlinie* gebildet. Ontogenetisch entsteht bei Selachiern von außen her ein bindegewebiges, in den Muskel eindringendes Septum, welches, bis zur Wirbelsäule sich erstreckend, jene Scheidung vollzieht. Mit diesem Septum dringt horizontal vom Integument her (BALFOUR) der Nervus lateralis mit ein und findet in der Tiefe den von ihm auf seiner oberflächlichen Bahn entbehrten Schutz. So könnte man der Meinung sein, dass aus dieser Einwanderung die Scheidung entspränge. Es ist sicher, dass sie dadurch zum Ausdrucke kommt, allein es ist in hohem Grade zweifelhaft, ob davon der Anstoß ausgeht. Viel eher möchte ich diesen in der Differenz des vorderen Anschlusses des Seiten-

rumpfmuskels erkennen. Der obere Abschnitt hat Befestigung am Cranium, dieser bietet ihm ein Punctum fixum, mit welchem die vordere Befestigung der ventralen Muskulatur am Schultergürtel (oder ihre fernere Fortsetzung zu dem Visceralskelet) nicht concurriren kann. Bei der Action der gesammten Seitenstammmuskulatur wird diese Differenz der Ursprungsbefestigung die Einheitlichkeit zur Auflösung bringen. Die Ausbildung der Seitenlinie und ihre Vertiefung erschiene dann als eine Folge.

M. Fürbringer, Die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschr. Bd. III. H. V. Neal, The development of the hypoglossus Musculatur in Petromyzon and Squalus. Anat. Anz. Bd. XIII. Nr. 17.

Durch die Scheidung des Seitenrumpfmuskels eröffnet sich für den dorsalen und den ventralen Abschnitt der Weg zu selbständigen Differenzirungen.

Dass die Überlagerung der Kiemen durch Rumpfmuskulatur *nichts Ursprüngliches* bedeutet, ergiebt sich aus der Vergleichung einerseits mit Amphioxus, andererseits mit den Gnathostomen. Die Ontogenese, welche von jenem Vorgange der Verschiebung nichts mehr weiß, enthält daher eine Cänogenese und führt zu irrigen Deutungen. Jene Muskulatur übernimmt einen Theil der Function der schwach entwickelten Kiemenmuskulatur, und die bedeutende Ausbildung der Kiementaschen darf als unter dem Einflusse jener Muskulatur erfolgt angesehen werden.

Das Verhalten der Myomeren bei *Petromyzonten* zeigt durch den Nichtvollzug einer Sonderung in dorsale und ventrale Abschnitte das Verbleiben auf einem niederen Zustande an, welcher schon bei *Myxinoiden* nicht mehr besteht. Bei diesen wird in der ventralen Region des Körpers eine hochgradige Differenzirung der Muskulatur angetroffen, welche an jene erst bei den Amphibien zur Ausbildung kommende erinnert (vergl. Joh. Müller, Myxinoiden). Wahrscheinlich liegt in diesem Befunde eine convergente Erscheinung. Die Kenntnis der Ontogenese könnte hier auf den Weg führen, auf welchem ein bestimmteres Urtheil zu erlangen wäre. Ein näheres Eingehen auf diese Einrichtungen bliebe unfruchtbar, da für eine wissenschaftliche Vergleichung die sicheren Anhaltspunkte fehlen.

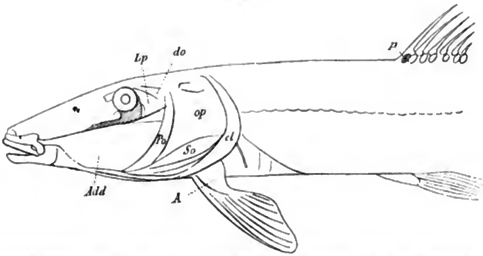
A. Dorsale Seitenstammmuskeln.

§ 181.

An der Gesammtheit der Seitenstammmuskeln macht sich die *Verschiebung der Myomeren* über einander, die bereits bei den Cyclostomen bestand, in noch höherem Maße bei den Gnathostomen geltend. Auch äußerlich erscheint ein Theil dieser Veränderung der Anordnung der Myomeren in parallelen, durch die Ligamenta muscularia ausgedrückten Zickzacklinien, in denen ein nach hinten offener Winkel die Grenze zwischen dorsalem und ventralem Abschnitte der Muskulatur bezeichnet. An jedem dieser Abschnitte ist dann wieder ein nach vorn offener mehr oder minder spitzer Winkel bemerkbar. Da schon bei den Cyclostomen die Muskelsepten am dorsalen und ventralen Ende (Petromyzon) sich vorwärts gerichtet zeigten, ergiebt sich für die Gnathostomen eine Ablenkung des Verlaufs an dem mittleren Theile nach vorn zu als neuer Befund. Der Scheitelpunkt dieser Krümmung entspricht der Trennungsebene der dorsalen und der ventralen Muskelmasse.

Auch im Inneren ergeben die Muskelsepten Veränderungen, und sie halten sich keineswegs in den durch ihre oberflächliche Erscheinung ausgesprochenen Ebenen, so dass die Querschnitte immer eine größere Anzahl von Muskelsepten und damit auch von Myomeren trifft. Bei den **Fischen** kommt dieses zur allgemeinen Erscheinung, je nach der Myomerenstärke verschieden. Ganoiden und

Fig. 413.



Seitenstammmuskeln von Barbus vulgaris. *Add* Adductor mandibulae. *Lp* Levator palatinus. *Po, op, So, cl* siehe beim Skelet. *A* Adductor pinnae. *p* Flossenstrahlmuskel. *do* Opercularmuskel.

Teleostei, die im Allgemeinen breitere Myomeren besitzen, lassen die aus jener Ablenkung der Myocommata entspringende Muskelstructur am deutlichsten wahrnehmen. Auf dem Querdurchschnitte des Schwanzes bemerkt man dann im dorsalen wie im ventralen Seitenrumpfmuskel eine Anzahl concentrischer Kreise, auf welche im dorsalen Muskel oben, im ventralen Muskel unten eine Reihe von einfachen Bogenlinien sich anschließt (Fig. 414). Die Kreislinien begrenzen kegelförmige Stücke, in einander steckende Hohlkegel der Myomeren, während die Bogenlinien Theile von Kegeln begrenzen. Die Kegel sind nicht immer ausgeprägt, können auch als Halbkegel erscheinen und so bestehen in verschiedenen Abtheilungen mannigfache, aber im Ganzen auf jene Krümmungen der Myocommata zurückzuführende Verhältnisse. Diese am Schwanze dorsal und ventral symmetrischen Einrichtungen sind am Rumpfe dahin geändert, dass der dorsale Seitenmuskel die am Schwanze vorhandenen Befunde fortsetzt, während der ventrale in dem Fehlen wirklicher Hohlkegel sich davon unterscheidet, indem an ihm, neben anderen Verhältnissen nur halbe Kegel oder auch Theile von solchen bestehen. *Im dorsalen Seitenrumpfmuskel* ist aber durch die verschiedenen Krümmungen der Myocommata in der Richtung des Verlaufs der Muskelfasern nichts geändert. Sie nehmen alle ihren Weg parallel der Längsachse des Körpers, sind daher in jedem Myomer

Fig. 414.

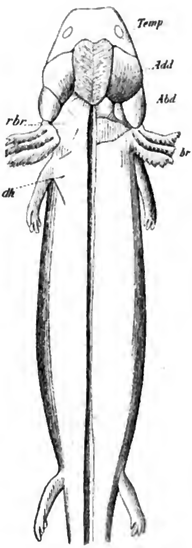


Querschnitt des Schwanzes von Scomber scomber. *a* dorsale, *b* ventrale Seitenstammmuskeln, in einander steckende Kegel bildend. *a'*, *b'* dorsale und ventrale Theile von Kegelmänteln. *d* Wirbelsäule. (Nach J. MÜLLER.)

von gleicher Länge. (Über die verschiedenen im Querschnitte der Muskulatur zum Ausdruck kommenden Zustände s. die Fig. 158—160.)

Die Befestigung des dorsalen Seitenrumpfmuskels geschieht hauptsächlich am Cranium, auch an dorsalen Theilen des Schultergürtels. Auf das Cranium erstrecken sich in der Regel mehrere Myomeren, und bei Teleostei giebt die Occipitalcrista einen bedeutenden Befestigungspunkt ab. Lateral ist das Epioticum eine ebenso ansehnliche Insertionsstelle. Auf der Länge des Körpers vermitteln die ligamentösen Myocommata die Verbindung mit der Wirbelsäule und den Dornen der oberen Bogen, wenn auch die tiefsten Lagen des Muskels mit den Skelettheilen directen Zusammenhang finden können.

Fig. 415.



Dorsale Muskulatur von **Menobranchus lateralis**. *Temp.* Temporalis *Add.* Adductor mandibulae. *Abd.* Abductor mandibulae. *br* Kiemen. *rbr* Retractor branchiarum. *dk* Dorso-humeralis.

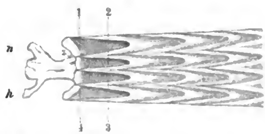
Eine *Sonderung des dorsalen Seitenrumpfmuskels* entspringt aus den unpaaren Flossen am Rücken wie am Schwanze. Nach Maßgabe der Ausbildung dieser Flossen und ihres Skelets sind Portionen der Myomeren in engeren Anschluss an jene Skelettheile getreten. Schon bei den Selachiern zeigt sich der Beginn und bei Ganoiden und Knochenfischen ist die Sonderung vollständiger geworden. Die letztgenannten besitzen für die Rückenflosse eine sehr ausgebildete Muskulatur, die, metamer geordnet, sich von den Flossenstrahlträgern zu den Flossenstrahlen begiebt. Auch oberflächlichere Muskelchen gesellen sich dazu (Fig. 413 *p*). An der Schwanzflosse fällt der dorsale Abschnitt gleichfalls dem dorsalen Seitenrumpfmuskel zu, der ventrale dem ventralen. Aber die Sonderung der Muskelchen aus beiden Theilen pflegt gleichartig zu sein. Eine andere Sonderung aus der gemeinsamen Masse findet am lateralen Rande statt, ähnlich auch am ventralen Muskel, so dass unter der Seitenlinie ein auch histologisch manche Besonderheiten darbietender Muskelzug besteht. Auch lebhaftere Färbung pflegt ihn auszuzeichnen.

Die **Amphibien** bewahren im dorsalen Seitenrumpfmuskel die primitiven Befunde, indem die Myomeren durch Myocommata geschieden in gleichartiger Folge vorkommen. Aber diese Muskulatur ist durch die über ihr stattfindende Überlagerung von Muskeln der vorderen Gliedmaße der Oberfläche des Körpers zum Theile entrückt, erstreckt sich aber bei den *Urodelen* ziemlich gleichartig vom

Rücken über den Schwanz hin (Fig. 415). Medial ist bereits eine Veränderung bemerkbar, indem hier die Septen minder deutlich oder auch geschwunden sind, so dass der Faserverlauf als ein continuirlicher sich darstellt. Eine an das Cranio-occipitalgelenk anknüpfende Sonderung ist schon bei Urodelen eine die ersten Wirbel überlagernde Muskelmasse, die sich verbreiternd zum Cranium erstreckt, wie es scheint in mehrere Lagen geschieden. Den *Anuren* kommt die dorsale Seitenrumpfmuskulatur vollständig nur während des Larvenzustandes zu; hier erhält sie am Schwanze eine bedeutende Ausbildung. Später ist sie auf die Länge der Rumpfwirbelsäule beschränkt, wo sie in zwei Lagen unterschieden werden kann; die oberflächliche durch der Wirbelzahl entsprechende Myocommata getrennt, welchen in der tiefen Lage die Querfortsätze der Wirbel entsprechen. Diese Muskeln bilden somit *Intertransversarii*. Die oberflächliche Lage der Hauptmuskulatur hat am »Steißbein« Befestigung. Eine von letzerem ausgehende, fast am ganzen Ilium sich inserirende Muskelmasse zeigt ihre Ausbildung in Anpassung an die Eigenthümlichkeit des Beckens. Eine andere Sonderung besteht lateral, kommt aber nicht zu großer Bedeutung.

Bei den Sauropsiden zeigt sich die Sonderung des dorsalen Seitenrumpfmuskels in bedeutendem Fortschritte. Nur am caudalen Abschnitte erhalten sich primitivere Befunde, die bei den *Sauriern* am tiefsten stehen. Sie erinnern noch an die Verhältnisse der Fische. Die äußerlich erkennbare Metamerie erhält sich auch innerlich, aber mit bedeutender Ablenkung der Myocommata. Die Myomeren bilden sehr spitze Hohlkegel, deren je zwei nach vorn gerichtet sind, ein zwischen diesen befindlicher nach hinten, wobei die Muskelfasern der beiden vorderen Kegel sich theilweise in jene des hinteren fortsetzen. Das gleiche Verhalten zeigt auch die ventrale Muskulatur, wie ein Schwanzstück eines Lacertiliers in dem obenstehenden Schema bei seitlicher Ansicht erkennen lässt (Fig. 416).

Fig. 416.



Schema der Schwanzmuskulatur von Iguana delicatissima in seitlicher Ansicht von rechts. Ein Wirbel ist freigelegt. *1*, *2* die beiden vorderen Kegel des dorsalen Muskels. *3*, *4* die gleichen am ventralen Muskel. Die hinteren Kegel an beiden sind leicht zu erkennen. *z* Gelenkfortsatz. *n* oberer Bogen. *h* unterer Bogen. (Nach St. George Mivart.)

Die am Schwanze begonnene Sonderung bildet sich bei den *Sauriern* schon an dessen Wurzel weiter, indem aus den nach vorn gerichteten Kegeln viel gestrecktere Züge erstehen, welche als *mediale* und *laterale* sich über der Wirbelsäule nach vorn zu fortsetzen: der *mediale Muskeltract besitzt transverso-spinalen Charakter*, indem seine Portionen, von Querfortsätzen entspringend, je zu weiter nach vorn befindlichen Dornfortsätzen ziehen, wo sie sich mit oberflächlichen, den Tract größtentheils bedeckenden Sehnen befestigen. Wie an diesen Sehnen, so tritt auch am Muskelbauche nur eine undeutliche Sonderung hervor, und in der

Tiefe der letzteren nehmen die Züge einen minder steilen Verlauf. Die metamere Anordnung giebt sich an allen Theilen des Muskeltractes mehr durch Ursprung und Insertion zu erkennen und die Myocommata sind nicht mehr continuirliche Sehnenblätter, sondern erscheinen *in Ursprungs- und Endsehnen aufgelöst*, die letzteren bilden eine continuirliche Lage. In der vorderen Thoracalregion nehmen die Züge dieses Muskeltractes einen steileren Verlauf. Sie inseriren noch an den Dornen, aber allmählich bilden sie einen mächtigeren Muskelbauch, der mit den gleichen Ursprüngen zum Kopfe sich fortsetzt und an der Occipitalregion des Schädels, medial, dicht neben dem anderseitigen sich befestigt. Der Muskel ist hier zugleich in mehrere Schichten gesondert, von denen eine, die tiefe, von kürzerem Verlaufe ist. Die oberflächliche setzt sich aus Ursprüngen von Dornfortsätzen der Halswirbel zusammen, ist aber am Anfange mit der tiefen in engem Zusammenhange, so dass sie nicht als selbständiger Muskel gelten kann. Diese Portion deckt den übrigen Muskeltract, welcher mehr seitlich von ihm am Cranium inserirt.

Für den *lateralen Muskeltract* besteht gleichfalls ein allmählicher Übergang von der Muskulatur des Schwanzes her, aber an ihm ist die Verlaufsrichtung von hinten und medial nach vorn und lateral. Ich will sie als *transverso-costal* bezeichnen. Am Becken erscheint der Tract als einheitliche Masse, aus der Schwanzmuskulatur hervorgegangen, aber bald beginnt wieder eine mediale und laterale Portion sich zu sondern, und beide erscheinen bei gleicher Faserrichtung als getrennte Theile. Die laterale Portion verstärkt sich durch Ursprünge vom Ilium und geht fernerhin von Querfortsätzen aus, um sich, eine breite Muskelschicht darstellend, an sämmtlichen Rippen zu befestigen, wo ihre Zacken in die Ursprünge des Obliquus externus eingreifen. Sie entspricht einem *Ilio-costalis*. In der vorderen Thoraxregion findet ein engerer Anschluss an den medialen Theil dieses Muskeltractes statt. Er beginnt etwas stärker als er in der Mitte des Thorax erscheint, und zeigt sich auf die Wirbelsäule beschränkt, indem er von Querfortsätzen ausgeht und zu weiter nach vorn befindlichen Querfortsätzen zieht. Manchmal tritt ein Übergreifen auf Rippen ein. Schon am vorderen Thoraxtheile wird dem Muskel eine bedeutende Verstärkung und er zeigt seine Insertionszacken deutlicher als vorher gesondert. Die Halsrippen geben ihm Insertionsstellen ab und mit einer starken Portion gelangt er auch zum Kopfe, wo er, einen Theil des medialen Haupttractes bedeckend, befestigt ist.

Dieses im Allgemeinen für die Lacertilier geschilderte Verhalten bietet namentlich für die Kopfportionen der aufgeführten Muskeltracte mancherlei Besonderheiten. Es trifft sich aber auch im Wesentlichen bei *Crocodilen* und für die *Ophidier*, hier aber mit bedeutenderer Differenzirung der metameren Muskelabschnitte und ihrer Endsehnen. Die Kopfportionen besitzen dagegen eine geringere Ausbildung, und der ganze transverso-spinale Muskeltract schiebt sich hier beiderseits auf eine schmale Schädelinsertion zusammen.

Für die *Schildkröten* hat die Entstehung des unbeweglichen Carapax eine bedeutende Umgestaltung auch der Muskulatur herbeigeführt, in Reductionen des

thoracalen Abschnittes. Hier ist die dorsale Seitenrumpfmuskulatur bald nur in Resten vorhanden, als ein Längsmuskel über den Querfortsätzen der Wirbel (Chelydra) oder über einer Anzahl derselben (Emys), bald ist sie gänzlich geschwunden (Testudo). Dagegen kommt am Schwanze wie am Halse eine bedeutendere Sonderung zum Vorscheine; am Schwanze in mehreren Schichten noch die metamere Structur bekundender Muskeln, deren oberflächliche, von Dornen der Schwanzwirbel ausgehende, sich an der Innenseite des Carapax befestigen. Am Halse hat die dorsale Muskulatur eine bedeutende Ausbildung. Ein *transverso-spinaler* Muskeltract besitzt in seiner oberflächlichen Lage mehrere Wirbel überspringende Muskelzüge, während in der Tiefe Muskeln von einem Wirbel zum nächsten ziehen; auch solche von einem vom vorderen Gelenkfortsatze eines Wirbels zum hinteren des nächstvorhergehenden. Am selbständigsten sind über den aufgeführten verlaufende Muskelbäuche, die vom letzten Halswirbel an durch Ursprünge von Dornen davor gelegener Wirbel zum Hinterhaupte ziehen (Splenius capitis der Autoren).

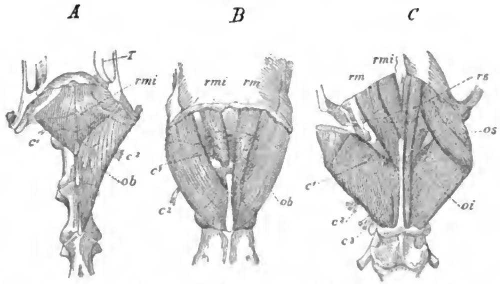
Bei den Vögeln ist durch Concrescenz eines das Ilium tragenden Abschnittes der Wirbelsäule in dieser Region die Continuität der dorsalen Muskulatur unterbrochen und der caudale Abschnitt ist zum Theil mit der Befiederung des Schwanzes im Zusammenhang. Der von den Querfortsätzen der Caudalwirbel, auch von der Iliosacralverbindung entspringende Muskel verläuft nach hinten zu den inneren Steuerfedern (Levator rectricum). Ein mehr medial verlaufender Muskel besteht als Levator coccygis. Der erstere gehört dem System des Tranverso-spinalis an. Ursprung und Insertion sind in Folge der genannten Veränderung vertauscht.

In der Lendenregion befindet sich ein rudimentärer *Transverso-spinalis*, welchen ein weiter nach vorn freier werdender, von Dornen entspringender und in lange Sehnen übergehender Muskel bedeckt. Erscheint bei den Sauropsiden auch ein sehr mannigfaltiges Verhalten dieser Muskulatur, so gründet sich das auf die Divergenz der Abtheilungen, es lässt aber auch hier das Gemeinsame keineswegs verborgen. Wir können etwas näher auf die Säugethiere eingehen, da uns deren Verhalten in viel größerem Umfange bekannt ist.

In der Hauptsache ist die Scheidung des medialen und des lateralen Tractes durch Mancherlei verdunkelt, giebt sich aber immer noch zu erkennen. Im lateralen Tract wird wieder, wie schon bei den Reptilien, durch eine Ursprungsportion vom Ilium eine bedeutende Verstärkung geboten, die sich als Iliocostalis zu den Rippen vertheilt. In der Fortsetzung treten aber Veränderungen auf, indem die auch zum Kopfe sich inserirende Portion ihre Ursprungsbefestigung auf die oberflächliche Aponeurose verlegt hat, durch welche sie von Wirbeldornen ausgeht. Es ist der theils in der Fortsetzung des Ilio-costalis an die costalen Portionen der Halswirbelquerfortsätze sowie lateral an das Cranium sich inserirende *Splenius* (*Sp. cervicis* et *capitis*), der schon bei den Monotremen sehr bedeutend ist. Den Cetaceen soll er fehlen. Medial zieht noch ein der lateralen Portion angehöriger Muskeltract bis zum Kopfe, der *Longissimus*, der in der Lendengegend gleichfalls mit der oberflächlichen aponeurotischen Fascie einen Theil seiner

Bündel im Ursprungszusammenhang erscheinen lässt und dadurch wiederum medial von Wirbeldornen entspringt. Durch diesen secundär erworbenen Ursprung wird die mediale Portion der Rückenmuskeln zum guten Theil überlagert. Hier erscheint wieder in mehrfachen Lagen der *Transverso-spinalis*, dem auch der *Spinalis* angehört. Vom Transverso-spinalis sind die oberflächlichen und vorderen Theile als *Sacrospinalis* mit sehr gestreckten Zügen bis zum Kopfe entfaltet, während die tiefen den *Multifidus* vorstellen, welcher schon vom Sacrum beginnt. Er reicht aber nur bis zum 2. Halswirbel, da seine Fortsetzung durch eine auch der rotatorischen Bewegung des Craniums dienende Muskulatur eingenommen wird, welche, bei Reptilien noch indifferent, von den ersten Halswirbeln zum Hinterhaupte zieht. So sind bei Monitor (Fig. 417 *A*) zwei Muskeln unterscheidbar, davon der eine vom 1. und 2. Halswirbel schräg zum Schädel zieht (*ob*), indess ein

Fig. 417.



Tiefe Nackenmuskeln: *A* von Monitor, *B* vom Huhn, *C* vom Hund. *T* Musc. temporalis. c^1, c^2, c^3 Cervicalnerven. *ob* Obliquus. *os* Obliquus superior. *oi* Obliquus inferior. *rs* Rectus superior. *rm* Rectus major. *rmi* Rectus minor. (Nach Chapuis.)

anderer (*rmi*) vom ersten Wirbel gerade ans Hinterhaupt tritt. Bei Vögeln (*B*) ist vom Obliquus die mediale Portion gesondert und stellt, zum Hinterhaupte verlaufend, den ersten Wirbel überspringend, einen Rectus major (*rm*) vor, indess ein R. minor durch die zwischen Hinterhaupt und 1. Wirbel befindliche Muskulatur vorgestellt wird (*rmi*). Bei Säugethieren (*C*) wird der Obliquus durch Zwischenbefestigung in einen O. superior (*os*) und inferior (*oi*) getheilt, und die mediale Muskulatur lässt außer den beiden Rectis (R. major und minor) noch einen R. superior (Spinalis capitis) (*rs*) entstehen.

Wie hier in der tiefen Lage kurze Muskeln zum Vorschein kommen, so fehlen solche, wenn auch in viel geringerem Umfange, auch den übrigen Regionen nicht, und sie sind ebenso der Tiefe der lateralen, wie jener der medialen Portion der Rückenmuskulatur zugetheilt, nach den Skelettheilen unterschieden, welchen sie verbunden sind. Nachdem die oberflächlichen Lagen der langen Züge zu besonderen,

mehr oder weniger continuirlichen Muskeln verbraucht sind, erhält sich der Rest in jenen kleinen Muskeln (Interspinales, Intertransversarii etc.). Die Metamerie spricht sich hier in den Summen aus, die in Längsreihen geordnet sind, während an den übrigen bald Ursprung, bald Insertion, am häufigsten Beides vereint, der metameren Gestaltung zum Ausdrucke dient. An diesen Muskeln bringt die verschiedene Werthigkeit der Rumpfabschnitte eine Verschiedenheit in der Mächtigkeit der einzelnen Strecken hervor, was innerhalb der sonst einheitlichen Längstracte die Unterscheidung einzelner Muskeln begründete, die aber selbst wieder aus Summen von metameren Zügen bestehende Muskeln sind.

Für die gesammte, bereits bei Amphibien beginnende *Differenzirung in die zwei Hauptmassen* ist das benachbarte Skelet von größter Wichtigkeit. Von der lateralen Muskulatur erstrecken sich Züge auf die lateralen Skeletgebilde, Querfortsätze und Rippen, während von der medialen die Züge nach den Wirbeln zu an deren Bogen und Dornfortsätze ziehen. Das Wachsthum führt auf diese Wege, und mit dieser Sonderung wird nicht nur die Leistung im Allgemeinen gesteigert, durch Vermehrung der Angriffspunkte, sondern sie wird auch vermannigfacht, dadurch, dass jedem einzelnen Skelettheile, Wirbel oder Rippe, eine besondere Muskelportion zu Theil wird.

B. Ventrale Seitenstammmuskeln.

a. Hypobranchiale Muskeln. (Ventrale Längsmuskulatur.)

§ 182.

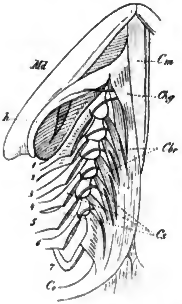
Die Versorgung durch ventrale Äste von Spinalnerven giebt dieser Muskulatur und ihren Abkömmlingen ein scharfes Criterium, welches besonders für jene Fälle wichtig ist, in denen solche Muskeln in dorsale Lage gerathen sind.

Durch den bereits oben erwähnten Vorgang einer Abspaltung von Myomeren wird eine Summe vorderer in ventrale Richtung geführt und erstreckt sich auch bei Gnathostomen auf die ventrale Fläche des Kiemenapparates, durch welchen sie dem Kopfe zu Theil wird. Sie ist mehr oder minder die unmittelbare Fortsetzung des ventralen Seitenrumpfmuskels und lässt diesen Zusammenhang auch bei bestehendem Schultergürtel wahrnehmen, indem derselbe von jener Muskulatur überdacht werden kann. Die Zahl der Myomeren ist keineswegs allgemein gleich. Bei den Niederstehenden herrscht eine größere Zahl, die aber selbst nicht einmal bei den Haien die gleiche ist. Daran knüpft sich eine Minderung, und bei den Säugethieren handelt es sich nur um eine geringe Zahl. Ob dabei eine Rückbildung in Betracht kommt, oder eine allmähliche Vereinigung, bleibt dahingestellt. An Zwischensehnen bleibt die Metamerie in der Regel erkennbar, aber im Ganzen geht sie verloren und Längszüge von Muskulatur bilden in mehr oder minder sagittalem Verlaufe den charakteristischen Zustand.

Diese *ventrale Längsmuskulatur* ist in dem niedersten uns bekannten Zustande gemeinsamen Ursprungs vom Schultergürtel (Fig. 418) und bildet einen durch mehrfache Inscriptionen ausgezeichneten Bauch, der auch noch von einer starken,

das Herz bedeckenden Fascie Ursprünge bezieht. Von ihm gehen seitlich Abzweigungen nach den Bogen des Visceralskelets ab (Mm. arcuales), welche sich daselbst befestigen. So kommen zunächst Bündel zu den Kiemen, welche von Insertionen des Constrictors der Kiemenbogen (*Cs*) zum Theil durchsetzt werden. Man ersieht daraus, in welche enge Beziehungen diese dem Kopfe fremde Muskulatur mit jener der Kiemenbogen getreten ist. Eine der vorderen Portionen (*Chg*) tritt zum Zungenbeinbogen, größtentheils an dessen Copula, und die vorderste, aus dem gemeinsamen Muskelbauche schärfer gesondert, erreicht mehr einheitlich den Kieferbogen (*Cm*), wo sie sich beiderseits von der Mandibularsymphyse inserirt. Da der Ursprung von dem einem Coracoid entsprechenden Theile des Schultergürtels ausgeht, werden die einzelnen Portionen als *Coraco-branchialis* (*Cbr*), *Coraco-hyoideus* (*Chg*) und *Coraco-mandibularis* (*Cm*) unterschieden.

Fig. 418.



Ventrale Längsmuskulatur an den Kiemen von Heptanchus. *Md* Mandibula. *h* Hyoid. *Co* Schulterknorpel. Übrige Bezeichnungen im Text. (Nach B. Vetter.)

Aus diesem einfacheren Verhalten (Heptanchus) gehen Sonderungen hervor, die vor Allem in einer Auflösung des gemeinsamen Muskelbauches nach den einzelnen Insertionen sich aussprechen. Die den Kiemenbogen zugetheilten Muskeln entspringen von der erwähnten Fascie und werden von den zu den ersten Visceralbogen tretenden überdeckt.

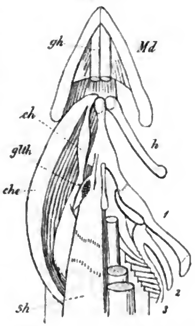
Dieses erhält sich bei *Chimären*, bei welchen, wie schon bei Rochen, die Coraco-branchialen aus einem gemeinsamen Stamme abgehen. Erst bei den *Stören* ist diese Muskulatur noch schärfer differenzirt, indem zu den Kiemenbogen zwei Muskeln sich mit kurzen Endsehnen vertheilen. Ein mächtiger *Coraco-arcualis anterior* zweigt kurze Sehnen zu den drei vorderen Kiemenbogen ab, am mächtigsten am Hyoid endigend (Coraco-branchialis und Coraco-hyoideus), während der Coraco-arcualis posterior, von jenem bedeckt, nur zum 4. und 5. Kiemenbogen median kurze Sehnen sendet. Zwischen beiden Cor. arc. anteriores tritt vorn, vom 3. Kiemenbogen entspringend, ein schwacher *Branchio-mandibularis* hervor, welcher seine Selbständigkeit bereits bei Selachiern angebahnt hatte.

Hat die Ausbildung dieser Muskulatur somit schon bei den *Stören* einen Rückgang erfahren, indem die Coraco-hyoideus-Portion als dominirende sich darstellt, so ist dieses Verhalten bei *Teleostei* noch viel weiter gediehen. In der Ausbildung der den Kiemenbogen eigenen ventralen Muskulatur scheint ein Ersatz für jenen Verlust zu liegen. Die vordere Längsmuskulatur beschränkt sich neben einem 5. Coraco-branchialis auf einen Coraco-hyoideus, der nicht selten zu der Bauchmuskulatur als eine directe Fortsetzung sich darstellt. Bei den *Dipnoern* ist die Muskulatur besonderer Art. Mächtig entfaltet ist der Coraco-hyoideus, auch der

Coraco-mandibularis, der sogar von der übrigen Muskulatur gesondert sein kann (Protopterus). Er bildet mit dem vorgenannten den Hauptstock, indess die den Kiemen zugetheilte Muskulatur gemäß der schwachen Ausbildung der Kiemenbogen nur einen schwachen, an jene verzweigten Muskel vorstellt.

Bei den Amphibien erscheint die hypobranchiale Muskulatur der *Urodelen* als eine directe, nur partiell unterbrochene Fortsetzung des Rectussystems. Der Rectus profundus setzt sich direct in jene Muskulatur fort (*Sterno-hyoideus profundus*), der Rectus superficialis theilweise mit Unterbrechung, indem gesonderte Ursprungsportionen vom Sternum zu unterscheiden sind. Daher setzt sich der Rectus superficialis in einen *Sterno-hyoideus superficialis* fort. Als solcher erscheint jetzt der Coraco-hyoideus der Selachier. Die durch die Erscheinung des Sternums entstandene Änderung wird bei dem Anschlusse des letzteren an die Coracoides eine sehr successive sein (vergl. § 139). Coracoidursprünge bleiben übrigens auch noch fernerhin bestehen, auch bei Anuren, wie sie ja schon bei Fischen vorkommen. Bei den Anuren ist ein *Omohyoideus* völlig gesondert. Die neuen Verhältnisse der Kiemenbogen lassen Abzweigungen von Insertionen nur für den ersten derselben zu; es ist der Rest der Coraco-arcuales der niederen Befunde, welcher sich mit seiner Hauptmasse an die Copula des Hyoidbogens befestigt.

Fig. 419.



Kiemen- und hypobranchiale Muskulatur von Proteus. *glth* Glandula thyreoides. *Md* Mandibula. *h* Hyoid. *1, 2, 3* Kiemenbogen. *sh* Sterno-hyoideus. *ch* Cerato-hyoideus internus. *che* Cerato-hyoideus externus. *gh* Genio-hyoideus. (Nach J. G. Fischer.)

Ein Theil bietet auch dem Geniohyoideus sehnigen Anschluss (Perennibranchiaten). Auch eine Abzweigung in die Pharynxmuskulatur ist wahrgenommen (Menobranchus). Der Verlauf des Muskelbauches *bringt den Sterno-hyoideus in engere Beziehung zum Pericard, an welches zwei Myocommata kranzförmig sich befestigen* (Perennibranchiaten, Fischer), so dass er dadurch functionelle Beziehungen zum Herzen gewinnt. Daraus muss die Frage entstehen, ob nicht aus solchen Verhältnissen eine erst bei den Säugethieren auftretende neue Einrichtung, das Diaphragma, entsprungen sei.

Die directe Fortsetzung des Sternohyoideus nach vorn zu bildet der *Geniohyoideus*. Er ist bald nur durch eine quere Zwischensehne (ein Myocomma) vom Sternohyoideus geschieden (Amphiuma), bald schiebt sich sein hinteres Ende zwischen die vorderen Theile des Sternohyoideus ein (Proteus), oder er ist an dem Ursprunge, der manchmal auch noch andere Complicationen bietet (Menopoma), in zwei Portionen getheilt, welche den jederseitigen Sternohyoideus umfassen, wie es bei Anuren sich trifft (Rana). Die Insertion ist allgemein medial am Unterkiefer. Aber nicht alle Bestandtheile des Muskels erhalten sich an Insertion und Ursprung.

Es finden Abzweigungen nach der Schleimhaut der Mundhöhle statt, *aus welchen die Zunge entsteht.* Damit tritt die ventrale Längsmuskulatur, denn auch der Sternohyoideus ist bei Manchen mit lateralen Zügen an jenem Processe betheiligt, als Factor bei einer neuen Organbildung auf, mit welcher wir uns beim Darmsystem wieder beschäftigen.

Es ist der *Genioglossus* und der *Hyoglossus*, welche dann erscheinen, unter den Urodelen noch in Anfängen (am weitesten bei Salamandra und Triton), mehr bei Anuren in Sonderung.

Für die ventrale Längsmuskulatur der Sauropsiden ist die Ausbildung eines Halses bedeutsam, indem dadurch dem Kopfe zugetheilte Rumpfmuskulatur mit ihrem bedeutenderen Volum mehr dem Halse zukommend sich darstellt. Mit der distalen Wanderung der Vordergliedmaßen haben jene an Sternum und Schultergürtel wie am Zungenbein befestigten Muskeln nur eine Verlängerung erfahren, wie aus der gleich gebliebenen Innervation hervorgeht. Unter den Reptilien sind diese Muskeln bald sehr bedeutend, und als *Sterno-* und *Omohyoideus* unterscheidbar (Lacertilier), welche eigenthümliche Beziehungen zu einander besitzen können, bald ist jederseits nur ein viel schwächerer Muskel vorhanden, welcher am Coracoid entspringt (*Coraco-hyoideus*) (Schildkröten). Ein Sternomaxillaris kam bei den Crocodilen vielleicht durch Verschmelzung zu Stande (Fürbringer).

Für die Vögel ist eine bemerkenswerthe Sonderung dieser Muskulatur erfolgt, indem die oberflächliche Schicht (*Cleidohyoideus*) streckenweise bedeutend dünn dem Sphincter colli angeschlossen ist, während darunter ein besonderer Muskelapparat an die Trachea sich anschloss (*Sterno-trachealis*) und *Cleido-trachealis* (Ypsilo-trachealis). Sie wirken im Allgemeinen als Niederzieher der Luftröhre und machen durch manche Befunde es wahrscheinlich, dass die dem sogenannten unteren Kehlkopfe der Vögel zugetheilte Muskulatur eine von ihnen ausgegangene Sonderung vorstellt.

Die Säugethiere bieten im Ganzen einfachere Verhältnisse mit geringeren Modificationen des *Sternohyoideus*, welcher auch noch von der Clavicula entspringen kann. Er besitzt bei vielen Säugethieren einen einheitlichen Bauch, von welchem sich während des Verlaufs eine Portion zur Cartilago thyreoides abzweigt. Diese stellt die an die Kiemenbogen gehende Muskulatur vor (Ornithorhynchus, Ungulaten), welche auch als *Sternothyreoideus* eine besondere (tiefe) Schicht bilden kann; die Fortsetzung derselben ist der *Thyreo-hyoideus*, welcher mit dem vorigen zusammen einen *Sternohyoideus profundus* repräsentirt. Der *Omohyoideus* tritt mit zahlreichen Ursprungsvariationen auf (bei Ornithorhynchus vom Coracoid), auch nach Verlust des Skeletursprungs erhält er sich fort, sich der Fascie als Ursprungs bedienend (Wiederkäuer). Der *Geniohyoideus* bietet geringere Modificationen. Die aus ihm entstandenen *Genio-* und *Hyo-glossus* mit zahlreichen Abkömmlingen sind in die *Zunge* übergegangen, die allgemeiner als bei Sauropsiden zu einem complicirten, muskulösen Organe geworden ist. Diese Ausbildung haben wir mit der Sonderung des N. hypoglossus in Verbindung zu bringen.

Der drei Occipitospinalnerven aufnehmende Plexus cervicalis lässt dann den N. hypoglossus als einen dominirenden Bestandtheil erscheinen, der auch da, wo er sich an andere Muskeln verzweigt, diese Nerven als ihm nur angeschlossene Spinalnerven unterscheiden lässt (HOLL) und dadurch sich um so klarer in seiner Bedeutung darstellt.

Die von der Insertion am Zungenbein aus gewonnene Beziehung zur Zunge ist die Quelle mancher neuer Gestaltungen, die an die muskulöse Ausbildung der Zunge der Säugethiere anknüpfen. Mit der in manchen Abtheilungen entstandenen Protractilität dieses Organs ist aus einer Portion des Sternohyoideus ein *Sternoglossus* hervorgegangen. Größere Wirksamkeit erlangend, hat er den Ursprung weiter am Sternum nach hinten zu verlegt (Echidna), oder mit jenem des Sternohyoideus zusammen sogar bis zum Xiphoidfortsatz des Sternums (Myrmecophaga). Ein *Sternomandibularis* besteht aus heterogenen Theilen.

Über die hypobranchiale Muskulatur s. M. FÜRBRINGER, Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschr. Bd. III.

Von der vorderen Längsmuskulatur stammt höchstwahrscheinlich das muskulöse Diaphragma ab. Die Ontogenese hat gezeigt, dass die Anlage des Zwerchfells in der vorderen Halsregion stattfindet, als eine Querfalte, welche mit der Entwickelung des mittels des Sinus venosus in den Vorhof des Herzens mündenden Venenapparates im Zusammenhang steht. Dieses *Septum transversum* vollzieht die Abschnürung der Pericardialhöhle vom Rumpfcölom, und an ihm wird ein vorderer älterer Abschnitt von einem hinteren jüngeren unterschieden. All' das zu einer Periode, da noch gar keine Differenzirung von Muskeln ausgesprochen ist. Aber jene Thatsache wird von großer Bedeutung, wenn sie mit anderen in Zusammenhang gebracht wird. Solche sind: erstlich die Beziehung jener Anlage zum Pericard, zweitens die Lageveränderung des Herzens, und drittens die stete Verbindung des Zwerchfells mit dem Herzbeutel. Dazu kommt als letzter aber nicht minder wichtiger Umstand: die Innervation, aus demselben Gebiete, welches auch die vordere Längsmuskulatur innervirt. Erinnern wir uns nun der Thatsache, dass bei Amphibien eine Strecke des Sternohyoideus mittels seiner Myocommata in engerer Verbindung mit dem Pericard getroffen wird (S. 653), so entsteht daraus ein triftiger Grund für die Annahme, dass ein Theil jener Muskulatur die gewonnene Beziehung zum Herzen weiter ausgebildet und damit den Ausgangspunkt des Zwerchfellmuskels gebildet hat. In Anbetracht der zwischen Amphibien und Säugethieren bestehenden weiten Kluft, wird das Fehlen phylogenetischer Zwischenstufen begreiflich. Aber es tritt damit nichts der Vorstellung entgegen, dass der vorerwähnte Abschnitt jener ventralen Längsmuskulatur sich mit der Wanderung des Herzens noch mit dem Pericard zu in Verbindung erhielt und schließlich an der Grenze des Brustraumes an dessen Skeletbegrenzungen weiter entfaltet hat. Vom ventralen, am Sternum, resp. dessen Xiphoidstück und an den benachbarten Rippen befestigten Abschnitt ist die Ausdehnung des Ursprungs lateral und dann auch dorsalwärts an die Lendenwirbelsäule weiter geschritten, aber die in diesem weiten

Umkreise den Ursprung fortsetzenden Muskelbündel behielten sämmtlich ihre Befestigung am Pericard, indem sie in das *Centrum tendineum* übergehen. Dass die phyletische Entfaltung des Zwerchfells in der angegebenen Richtung erfolgte, erhellt auch aus dem Verhalten des N. phrenicus, welcher *vor* dem Herzen, resp. den großen Gefäßen herabsteigt, und durch seine Länge den Weg der Wanderung des Muskels bekundet.

Aus der Entstehung des musknlösen Diaphragma ist zugleich die *Scheidung der Pleurahöhlen vom Bauchcölom* resultirt und damit hat es eine erste, dem Pericard zugehörige Bedeutung erweitert und functionell auf die Lungen ausgedehnt. Es ward *Inspirationsmuskel. Seine mächtigste Portion, die costolumbale, ist die jüngste*, die ihre Ausbildung dem für die Muskelwirkung günstigen Ursprunge von Rippen und von der Wirbelsäule verdankt. In welcher Art die Muskulatur sich mit dem oben erwähnten »*Septum transversum*« in Zusammenhang setzte, ist nicht ermittelt. Jedenfalls ist dieses Septum noch nicht das Zwerchfell, und es sind bei den folgenden ontogenetischen Stadien viele phylogenetische Vorgänge cänogenetisch zusammengezogen. Die Ontogenese für sich bietet daher keine Vorstellung für den Werdeprocess des Zwerchfells; erst aus der Vergleichung mit dem niederen Befunde kommt Licht.

Das *Centrum tendineum* bietet sehr mannigfaltige Zustände seiner Gestalt und Ausbildung. Nicht selten ist es reducirt (z. B. Talpa), am meisten bei den Cetaceen, bei welchen das Zwerchfell eine bedeutend schräge Lage einnimmt. Dies steht, wie auch bei den übrigen Säugethieren, in Connex mit dem Verhalten der Rippen und der Gestaltung der hinteren Thoraxportion. Am Durchtritte der unteren Hohlvene durch das Centrum tendineum wird bei manchen Pinnipediern (Phoca) ein muskulöser Ring angegeben (M. J. Weber, Arch. f. Anat. 1840), von dem bei Anderen nichts sich vorfindet. Auch Ossificationen sind am Centrum tendineum bekannt (bei Erinaceus, Auchenia u. a.).

b. Ventrale Rumpfmuskulatur.

§ 183.

Die zweite größere Abtheilung der ventralen Seitenstammmuskulatur erhält sich am Orte der Entstehung, von der dorsalen Grenze bis zur ventralen Medianlinie ausgehend, wo die beiderseitigen Schichten in der sog. Linea alba zusammentreffen. Nach hinten besteht directer Übergang in die ventrale Schwanzmuskulatur. Der primitive Zustand erscheint wieder in gleichmäßiger Metamerie, wobei die Muskelfasern in gerader Richtung sich zwischen den Muskelsepten erstrecken, in einheitlicher Schichtung. Daraus beginnt bereits bei den Fischen eine Differenzirung, und es zeigen sich die Myosepten auch am Rumpfe in manchen Verschiebungen. Im feineren Baue giebt der Faserverlauf mannigfache zur Schichtenbildung führende Differenzen kund. Bei Selachiern hat der dorsale Theil der ventralen Muskulatur noch den geraden Faserverlauf behalten, aber ventralwärts nehmen die Fasern eine schräge Richtung ein, welche caudal und dorsal sich kopfwärts und ventral erstreckt. Weiter gegen die Mittellinie zu nimmt dieser schräge Faserverlauf eine gestrecktere Richtung an, wodurch ein gerader Bauchmuskel angedeutet wird. Unter dieser Muskulatur gegen das Bauchfell folgt eine derbe Fascie mit rein querem Faserverlauf.

Bei *Ganoiden* (Acipenser) und *Teleostei* ist in der Schichtenentfaltung ein Fortschritt zu ersehen. Die oberflächlichen Fasern nehmen hier jedoch den umgekehrten Verlauf gegen jenen bei Selachiern, indem sie zwar schräg, allein von vorn und oben nach hinten und unten gerichtet sind. Tiefer folgen Fasern, welche, so weit die Rippen sich in die Leibeswand erstrecken, als intercostale sich darstellen, und zunächst der die Leibeshöhle auskleidenden Fascie in andere, oblique ascendentes, übergehen. Eine scharfe Schichtenbegrenzung fehlt aber auch hier noch.

Die innere Schicht des Störs und der Teleostei entspricht also in der Faserrichtung der äußeren der Selachier, oder genauer genommen, der Schichtung in dem größten Theile der muskulösen Bauchwand der Selachier. *Dieses dürfte mit dem Verhalten der Rippen im Zusammenhange stehen.* Bei Selachiern kommen die Rippen nicht in volle Ausbildung, der sie sich bei Acipenser genähert haben, und die sie bei Knochenfischen erlangten. Sie treten, die Muskulatur durchsetzend, gegen die Oberfläche (vergl. Fig. 155). Es bleibt über ihnen noch eine nicht von der ursprünglichen Richtung abgelenkte und damit indifferente Lage der Muskulatur. Denken wir uns die Ausbildung der Rippen, anstatt lateral zur Oberfläche, in die Bauchwand erfolgend, so wird jene Schicht in die äußere Lage kommen, und damit der oberflächlichen von Acipenser und Teleostei entsprechen. *Die Rippen liegen in homologen Schichten.* Die hier bestehende oblique descendente Richtung des Faserverlaufes tritt dann durch die gleiche Ursache ein, wie sie sonst zur Erscheinung kommt. In beiden Ablenkungen vom geraden Verlauf drückt sich eine *Steigerung der Leistung* der Muskulatur der Bauchwand aus, die kräftiger auf den Inhalt des Rumpfcöloms zu wirken vermag.

In der Mächtigkeit der Schichten kommt bei Teleostei eine Differenz zu Tage, indem die oblique descendente äußere Schicht die bedeutendste der gesammten Bauchwand wird, und die einen Obliquus internus vorstellende nur eine schwächere Lage bleibt, in welcher auch die Rippen verlaufen. Die seitliche Muskulatur geht aber nicht vollständig in jenen Schichten auf, denn an der Seitenlinie erhält sich noch eine besondere Längsfaserschicht, von welcher jedoch nicht sicher ist, ob sie ausschließlich von der ventralen Stammmuskulatur sich ableitet. Dieser *Seitenlinienmuskel* zeichnet sich in der Regel durch röthliche Färbung aus und ward als *Rectus lateralis* unterschieden.

In der Ausbildung einer *ventralen Längsschicht* ergeben sich sehr verschiedene Zustände. Beim Stör und einem großen Theile der Teleostei gehen die Schichten der Bauchwand ganz allmählich gegen die ventrale Medianlinie zu in longitudinal geordneten Faserverlauf über. Beim Acipenser ist eine solche Längsfaserschicht dicht hinter dem Schultergürtel an einem breiten Felde ausgeprägt, dessen obere Begrenzungslinie mit den aufwärts gekrümmten Enden der vordersten Rippen zusammenfällt. *Dieses Feld entspricht genau der von der adducirten Brustflosse eingenommenen Strecke der Körperoberfläche*, und die an den Rippen bestehende Modification und daran anknüpfend die Ausbildung der Längsmuskelschicht an dieser Stelle scheint in Connex mit dem Anschlage der Brustflosse zu stehen. Man kann daran denken, dass eine bedeutende Entfaltung der

Längsmuskulatur von jenem, auch noch bei einem Theile der Teleostei bestehenden Zustande den Anfang nahm, wenn auch die in Vergleichung mit Acipenser geänderte Stellung der Brustflosse nicht mehr als directes Causalmoment gelten kann. Sehr mannigfach sind die hierher bezüglichen Verhältnisse der Teleostei. Es grenzt sich hier jener Theil schärfer von dem benachbarten ab, und die Grenze erscheint manchmal wie eine Überlagerung von Seite der äußeren, schrägen Faserverlauf besitzenden Schicht. Die Fortsetzung der dann darunter liegenden geraden Schicht in einen noch durch die Myocommata ausgezeichneten, bis zum Beckengürtel sich erstreckenden *Rectus* ist aber deutlich ausgeprägt. Mit einer Lageveränderung der Bauchflosse (Pisces thoracici) ist ein gerader Bauchmuskel am meisten gesondert, wenn auch von geringer Länge.

So kommen bei den Fischen aus der Seitenrumpfmuskulatur zwei Gruppen von Mukeln zur allmählichen Sonderung, geraden und schrägen, oder queren Faserverlaufs. Die ersteren nehmen die mediane Rumpfregion ein, die anderen sind am Rumpfe auf dessen Seitenflächen beschränkt, und treten mehr oder minder aponeurotisch zur Medianlinie.

Den Amphibien kommt ein Anschluss an die Befunde bei Fischen zu, aber es wird durch die Lebensverhältnisse eine Complication hervorgerufen, indem mi dem Ende des Larvenlebens eine Umbildung auch der Muskulatur erscheint. Die *primäre Muskulatur,* wie sie bei Urodelen sich trifft, bietet zwei Schichten dar, welche mit der dorsalen zuerst im Zusammenhange stehen; der zuerst gebildete der seitlichen Bauchwand ist der *Obliquus internus,* dann folgt der *Obliquus externus profundus.* Dazu kommt ein *primärer Rectus* längs der medialen Fläche, aus den Enden der beiden anderen Muskeln hervorgegangen. So giebt sich für die Dauer des Aufenthaltes im Wasser in den Hauptsachen eine Übereinstimmung mit den Fischen kund. Mit Beendigung des Larvenlebens findet eine Abspaltung der primären Muskeln statt, woraus die *secundäre Muskulatur* entsteht. Am Obliquus externus kommt eine oberflächliche Schicht zur Sonderung, welche als *Obliquus externus superficialis* sich darstellt und gegen den Profundus Selbständigkeit gewinnt. Eine Persistenz des primitiven Zustandes erhält sich bei Cryptobranchus. An die Sonderung des Obliquus externus schließt sich seitlich der *M. transversus* als Differenzirungsproduct des Obliquus internus, auf ähnliche Art, wie der Obliquus superficialis aus dem Obliquus profundus hervorging. Mit dieser seitlichen Bauchmuskulatur steht noch eine Muskellage in Connex, die, aus feineren Elementen gebildet, längs der Seitenlinie besteht, an welcher sie dorsal und ventral sich etwas ausdehnt. Sie ist wohl die Fortsetzung derselben Muskelschicht, deren Vorkommen bei Fischen oben (S. 657) erwähnt wurde. Medial geht von der Bauchwand eine Muskulatur auf die Wirbelsäule über, der *M. subvertebralis*, welcher in sehr verschiedenem Grade ausgebildet ist.

Der *Rectus* lässt den secundären Muskel gleichfalls durch Abspaltung entstehen, wobei der letztere einen *R. superficialis* bildet, während der primäre als *Profundus* verbleibt, von dem anderen auch lateral überlagert wird. Seine Ausdehnung ist mit den tiefen Lagen proximal bis zum Hyoid, wo er Anheftung findet,

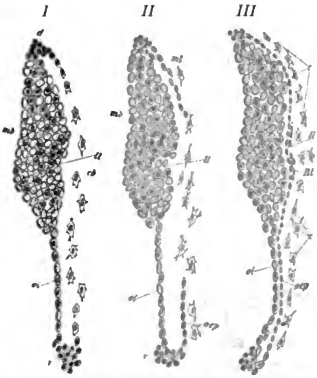
während die oberflächliche Lage in den Pectoralis übergeht. Beide bei den Fischen noch mit einander verbundene Recti sind das auch noch bei Amphibienlarven, während sie nachher zur Selbständigkeit gelangen.

Die urspüngliche Metamerie dieser Muskeln erhält sich bei den primären und ist bei den secundären zum großen Theile oder vollständig geschwunden.

Die *Anuren* besitzen in der Larvenperiode manche mit den Urodelen gemeinsame Zustände; aber später erfolgen Veränderungen, welche noch genauer festzustellen sind. Ein Obliquus ist nur von einem Transversus gefolgt, und vorn beginnt am Schambein ein sich stark verbreiternder, durch Metamerie ausgezeichneter Rectus (Rana), welchem an der Vorderfläche die größte Ausdehnung zukommt. Seitlich finden bei manchen Ergänzungen durch Pectoralis major und Latissimus dorsi statt (Dactylethra).

Die Anlage der *primären Muskulatur*, wie sie vom Muskelblatte ausgeht, unterscheidet sich wesentlich von den secundären Differenzirungen. Am oberen wie am unteren Ende des Muskelblattes findet eine Sprossung von Formelementen statt. Ventral setzen sich diese Elemente als eine einfache Schicht (ventraler Myotomfortsatz) bis zur Medianlinie fort. Sie bildet die Anlage des *Obliquus internus* (Fig. 420 *oi*). An der Medianlinie stellt eine Anhäufung von Muskelfasern die Anlage des *Rectus* vor (Fig. 420 *r*). Von da setzt sich die Schicht, umkehrend, wieder aufwärts fort, wo sie mit einer vom dorsalen Ende des Muskelblattes kommenden, abwärts wachsenden Schicht zusammentrifft, aus welcher der *Obliquus externus profundus* hervorgeht (Fig. 420 *oep*). So kommt eine sowohl dorsal als auch ventral ausgedehnte Muskelschicht zu Stande, welcher eine in der Höhe des Muskelblattes bestehende Verdickung (Fig. 420 *III*, *Rl*) als Anlage der Seitenlinie (Rectus lateralis) zukommt.

Fig. 420.



Schematische Längsschnitte durch einen Urwirbel von Siredon-Embryonen. *mb* Muskelblatt. *d* dorsale, *v* ventrale Kante. *ml* von der dorsalen Kante herabrückende, *oep* von der ventralen Kante heraufrückende Muskellamelle. *c* dermale Bindegewebszellen. *Rl* Rectus lateralis. *oi* Obliquus internus. *cb* Cutislamelle. *ll* Seitenlinie. (Nach F. Maurer.)

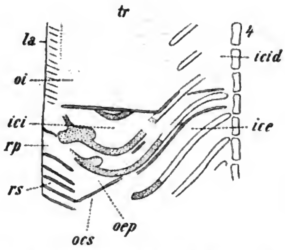
Aus dieser Vorstellung erhellt überaus übersichtlich die Genese der primären Muskulatur. Es ist aber auch ebenso deutlich, dass cänogenetische Momente dabei eine Rolle spielen müssen. Wenn auch die erste Muskulatur, indem sie sich ventral erstreckt, den Ausgangspunkt für die Gesammtmuskulatur, aus ihrem ventralen Abschnitte speciell Obliquus internus und Rectus entstehen lässt, so ist doch die Entstehung des Obliquus externus durch von unten nach aufwärts, ventral-dorsal, wachsende Muskulatur phylogenetisch

unverständlich, denn auch dieser Muskel erhält seinen Nerven nicht von unten her, sondern wie die anderen Bauchmuskeln, und da ist es unbegreiflich, wie der Muskel von unten nach aufwärts wachsend entstanden sein kann. Es wird also hier ein complicirterer Vorgang gewaltet haben, als ein einfaches Emporwachsen einer Muskelschicht, wie er uns ontogenetisch entgegentritt.

Für die *Anuren* ist das mit dem Larvenzustande erfolgende Auftreten eines *Obliquus internus* an den ventralen Myotomfortsatz geknüpft, und ebenso geht aus dessen freiem Rande ein *Rectus* hervor. Aber am Obliquus internus kommt es nicht zu einer geschlossenen Platte, sondern die Muskulatur erscheint aus vielen kleinen Complexen zusammengesetzt, welche mit dem Ende der Larvenperiode unter Änderung ihrer Verlaufsrichtung den *Transversus* hervorgehen lassen, während der Rectus in gleicher Art wie anfänglich sich weiterbildet. Dazu tritt nach Schluss des Larvenlebens der *Obliquus externus*, vom ventralen Myotomfortsatze seine Entstehung nehmend. Die gesammte Muskulatur der Bauchwand ist bei Anurenlarven von geringer Leistungsfähigkeit, auf Grund des discontinuirlichen Obliquus internus, dessen Beschaffenheit wieder in Anpassung an das bedeutend sich verlängernde und damit einen großen Raum von der Bauchhöhle beanspruchende Darmrohr steht. Im Ganzen kommt auch hier wieder die auf Besonderheit der Lebensweise beruhende Eigenthümlichkeit der Organisation der Anuren zum Ausdruck, durch welche sie sich so weit von den Urodelen entfernten. Dass auch am Rectus neue Einrichtungen bemerkbar sind (Bombinator), und zwar solche, die erst wieder bei den Mammaliern auftreten (Marsupialier), macht auch dorthin Verknüpfungen möglich. — Über die Muskulatur der Amphibien s. vorzüglich MAURER.

Eine höhere Stufe erreicht die ventrale Seitenrumpfmuskulatur der Reptilien, welche an die urodelen Amphibien anknüpfen, aber auch neue Combinationen produciren. Die Ausbildung der Rippen in den meisten Abtheilungen bildet einen wichtigen Umstand für die Befunde an jener Muskulatur, welcher nachmals durch die Ausbildung einer Lumbalregion der thoracalen gegenüber Vermannigfachung zu Theil wird. Während die Schildkröten durch die auch ventrale Panzerbildung der Muskulatur keinen Spielraum gestatten, kommen Lacertilier und Crocodile, sowie die Schlangen und allen voran Sphenodon in Betracht, bei welchem die Muskulatur aus zahlreichen Schichten sich zusammensetzt, indem zwischen denen der Urodelen noch intercostale Muskeln bestehen. Der Obliquus externus superficialis (*ocs*) besteht bei Sphenodon, auch der Profundus (*oep*); bei Lacertiliern ist er mit seinen vordersten Zacken mit der Seitenwand der medialen Portion des Rectus inserirt und von da fortgesetzt als Intercostalis externus longus. Wie aber der Intercostalis externus longus ein Differenzirungsproduct

Fig. 421.



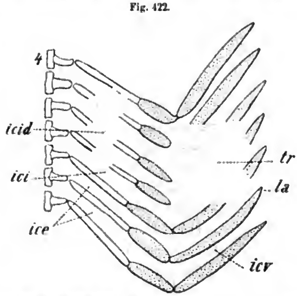
Einige Metameren der rechten Hälfte der Bauchwand von Sphenodon, von der Innenfläche gesehen. Von oben nach unten ist zuerst das Peritoneum, dann sind die verschiedenen Muskelschichten der Reihe nach abgetragen. *la* Linea alba. *4* vierter Brustwirbel. Andere Erklärung im Texte. (Nach F. MAURER.)

des Intercostalis externus brevis ist, so stellt der Obliquus externus ein Product im Intercostalis externus (*ice*) dar, und entspricht mit diesem zusammen dem Obliquus externus der Amphibien. Daraus ist ersichtlich, dass die Bauchmuskeln der letzteren nicht einfach auf die Reptilien vererbt sind. Der Obliquus externus profundus bildet keinen besonderen Muskel, wo er nur als der Intercostalis brevis dargestellt wird (Chamaeleo). So stehen die Intercostales in innigem Connex mit den ihnen am meisten benachbarten Obliquis, aus denen sie hervorgegangen sind. Sie haben Bedeutnng für selbständige Actionen der Rippen, welche ja auch bei der Locomotion eine wichtige Rolle spielen können. Der Obliquus internus (*oi*) steht in gleicher Beziehung zum Intercostalis internus.

Das geschieht bei den *Schlangen*, bei denen die tieferen Lagen der breiten Rumpfmuskeln den Rippen entprechende Sonderungen darbieten, indess die oberflächliche in Systeme zum Integument gelangender Muskelbündel aufgelöst ist. Auch der *Rectus* ist in einzelne, die Enden der Rippen verbindende Bündel aufgelöst. So vertheilt sich diese sehr complicirte Muskulatur im Allgemeinen nach den Rippen und gestattet denselben eine selbständigere Action, welche im Zusammenhalte mit der zu den Hautschildern getretenen Muskulatur die Locomotion des Körpers leitet und dadurch den Verlust der Gliedmaßen compensirt.

Allgemein kommt den Reptilien als selbständiger Muskel und gegen die Amphibien unverändert der *Transversus* (*tr*) zu. Die bei Amphibien als *Subvertebralis* geltende Muskulatur wird bei Reptilien im Intercostalis internus longus (*icid*) angetroffen, welcher am lateralen Rande des Intercostalis internus (*ici*) beginnt. Für den *Rectus* sind die primitiven Zustände nur selten erhalten, indem er aus einer Ablenkung des Verlaufs der Intercostalmuskeln in der Nähe der Medianlinie hervorgegangen sich darstellt (Chamaeleo). Eine Sonderung in zwei Recti kommt nicht mehr zum Vorschein, wenn auch die beiden Recti der Amphibien in dem einen enthalten sich darstellen (Sphenodon). Die Ausdehnung findet vom Becken bis über den Thorax statt. Bei Crocodilen besteht an dem schwachen nicht weit nach vorn ziehenden Rectus eine Fortsetzung über die ventrale Beckenfläche zum Schwanze (*M. truncocaudalis*). Durch die Einlagerung der parasternalen Skelettheile (s. S. 307) in die oberflächliche Partie des Rectus (*rs*) bei Sphenodon kommt demselben Theile eine reichere Gliederung zu, als dem tiefen Abschnitte (*rp*), welcher seine Metamerie jener des Körpers entsprechend durch sehnige Zwischenzüge ausgedrückt hat. Bei

Fig. 422.



Einige Metameren der Bauchwand von Crocodilus, wie vorige Figur. *icv* Intercostalis ventralis. *4* vierter Brustwirbel. (Nach F. MAURER.)

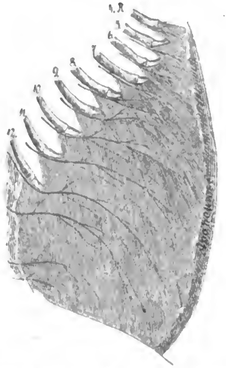
Crocodilen kommt Ähnliches vor. Bei anderen ist die Metamerie dem Rectus gewahrt, wenn sie sich auch bei manchen Lacertiliern in dem als R. lateralis unterschiedenen Abschnitte verloren hat. Verschwunden ist sie auch für den Obliquus externus superficialis, wie für den Transversus, der eine gleichmäßige Muskelplatte vorstellt, wenn ihm nicht der Anschluss an die Rippen metamere Beschaffenheit verlieh (Chamaeleo). Anstoß zu Sonderungen des Rectus giebt das Integument, mit welchem Bündelchen jenes Muskels in Verbindung traten (Lacerta, Sphenodon).

Die Bauchmuskulatur erhält bei den Vögeln eine bedeutende Beschränkung ihrer Ausdehnung durch das Sternum, welches nicht mehr von jenen Muskeln überlagert wird. Sie sind aus dieser Gegend durch die bedeutende Ausbildung hier entspringender Muskeln verdrängt worden, so dass ihnen abdominal nur eine geringe Strecke bleibt, die sich seitlich vom Sternum über den Rippen vom Thorax empor dehnt. Der *Obliquus externus* bleibt einfach, wie er es schon bei manchen Reptilien war. Er entspringt mit einzelnen Zacken an den Processus uncinati von Rippen und auch weiter abwärts und geht zur Insertion an den Seitenrand des Sternum wie in eine Aponeurose zur Bauchwand. Der seitlich am Abdomen befindliche *Obliquus internus* füllt den Raum zwischen Schambein und letzter Rippe, an welcher er an einen *Quadratus lumborum* grenzt. Er schließt sich eng dem Rectus an (Apteryx), so dass er einen Theil dieses Muskels vorstellen kann (Owen). Dieses Verhalten knüpft an die Phylogenese des Rectus an. Ein dünner *Transversus* entspringt vom Schambein, mit einigen Zacken auch an der Innenfläche von Rippen emporsteigend (Gallinaceen), und begiebt sich, der Innenfläche des Peritoneums angeschlossen, medialwärts, um bogenförmig in eine der Linea alba verbundene Endsehne überzugehen. Ein den Sternalportionen von Rippen angehöriger auch als »Triangularis sterni« bezeichneter Muskel hat mit dem Transversus nichts zu thun und gehört vielmehr der intercostalen Muskulatur an, welche im Ganzen eine ziemlich ausgebildete, auch mit manchen Sonderungen versehen ist. Als eigentlicher *Rectus* endlich erscheint eine vom unteren Rand des Sternums ausgehende Muskelplatte, welche sich jederseits abwärts und zwar medial zu einer Aponeurose begiebt, welche sich in verschiedenem Maße auch zwischen die beiderseitigen Muskeln fortsetzt. Die schon bei Reptilien regressive Metamerie dieser Muskeln ist bei den Vögeln, bis auf Reste im Rectus von Ratiten, gänzlich verschwunden. Man erblickt hierin einen allmählichen Fortschritt, welcher aus polymeren Theilen einheitliche Bildungen erzielt, denn der Verlust der Metamerie bedeutet nichts Anderes als den Übergang zu höherer Leistungsfähigkeit, indem die gesammte Structur des Muskels völlig dessen Function sich anpasst.

Den Säugethieren kommt die Seitenrumpfmuskulatur wieder in der gesammten Ausdehnung jener Region zu, so dass sie thoracale und lumbale Strecken besitzt. Für das Obliquussystem kommt in Betracht, dass der *Obliquus externus* wohl den *Obliquus profundus* repräsentirt, wie wir solchen schon bei Amphibien antrafen, denn es kommt noch ein zweiter schräger Muskel vor, welcher einen *Obliquus superficialis* vorzustellen scheint. Es ist der *Serratus posticus*, welcher bei manchen Säugethieren einen einheitlichen Muskel bildet, auch noch bei manchen

Prosimiern continuirlichen Ursprungs ist, wenn er auch schon bei diesen eine Sonderung in *superior* und *inferior* erfahren hat. Die Innervation verweist ihn zu den ventralen Seitenrumpfmuskeln und auch manches Andere spricht für seine Auffassung als einen Obliquus superficialis, dessen Ursprungszacken zu Insertionen geworden sind. Bei manchen Prosimiern und Katarrhinen bildet aber der Serratus inferior deutlich eine tiefere Schicht als der Obliquus externus (SEYDEL), wesshalb für jetzt noch kein bestimmtes Urtheil über die erwähnte Bedeutung des Muskels gefällt werden darf, wenn es auch wahrscheinlich ist, dass diese Überragung einem secundären Vorgang entsprang. Die Ursprungsausdehnung des *Obliquus externus* über sämmtliche Rippen bei Monotremen und Cetaceen rückt dem Amphibienbefunde nahe. Von da ab trifft sich eine allmähliche, allein nicht sehr bedeutende Verkürzung der Ursprungslinie. Die ursprüngliche Metamerie dieses Muskels bleibt nicht bloß in den Zacken seines Ursprungs, sondern auch in Zwischensehnen erhalten, welche als Myocommata den gemeinsamen Bauch durchsetzen, und auch in verschiedenen Stadien der Reduction anzutreffen sind. Am vollständigsten besteht die Myomerie bei Insectivoren, Nagern, Prosimiern, welche bis auf den vordersten Abschnitt noch jene Myocommata aufweisen (Fig. 423). Auch bei niederen Affen erhalten sich noch Reste der Myocommata, die an Zustände bei Prosimiern anknüpfen (Fig. 424) (SEYDEL). Der *Obliquus internus* hat ebenfalls allgemeine Verbreitung, wie auch der *Transversus*, als innerster, von welchem neue Zustände ausgehen. Die Aponeurosen dieser Muskeln sind an der Umscheidung des *Rectus* (thoraco-abdominalis) betheiligt, an welchem eine Metamerie durch Inscriptiones tendineae ausgesprochen ist. Er geht am Thorax verschieden weit empor, bis zur ersten Rippe. Die Metamerie erhält sich am Rectus am längsten. Aber innerhalb der einzelnen Abtheilungen

Fig. 423.



Seitliche Rumpfwand mit Obliquus externus von Lepus cuniculus. Die Nerven sind dunkel, die Myocommata hell gehalten. Rippen numerirt. (Nach O. SEYDEL.)

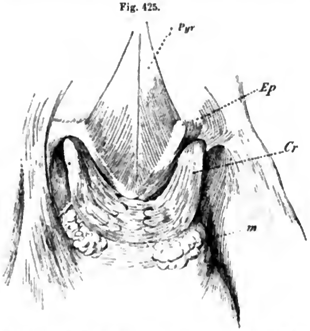
Fig. 424.



Ein Theil der Rumpfwand von Nycticebus tardigradus. Ein Myomer des Obliq. ext. ist dunkler gehalten und enthält die Verbreitung der bezüglichen Nerven. (Nach O. SEYDEL.)

zeigt sich eine bedeutende Reduction der Myocommata, die auf die Herstellung eines einheitlichen Muskelbauches hinausläuft. So sind z. B. bei manchen Prosimiern noch zahlreiche Myocommata vorhanden (bei Nycticebus 7), die bei anderen vermindert, bei noch anderen gänzlich geschwnnden sind (Chiromys, Tarsius). Auch unter den Affen kommen noch 10 vor (Semnopithecus), die bei anderen Primaten auf eine geringere Zahl beschränkt sind, und in der, wie auch beim Menschen bestehenden Schwankung der Zahl den Weg zur Auflösung der Metamerie zum Ausdruck bringen. Wir übergehen manche vom Rectus beschriebene Eigenthümlichkeiten, zumal sie noch der Aufklärung harren, um auf den Befund des Muskels bei Monotremen und Beutelthieren zu kommen, wo der meist sehr starke Muskel bei den letzteren aus einem medialen, zum Theil vom Epipubis entspringenden, und aus einem lateralen Kopfe sich zusammensetzt. Ihm ist ein in den genannten Ordnungen zu großer Bedeutung gelangender Muskel oberflächlich angeschlossen, der *Pyramidalis*. Über diesen mangeln uns zwar bis jetzt genetische Daten, allein seine Lage nicht nur, sondern vielmehr sein Anschluss an den Rectus, sowie der Einschluss in eine mit dem Rectus gemeinsame Scheide macht seine Entstehung aus dem Rectus wahrscheinlich, und verweist auf die Thatsache, dass bereits bei Amphibien mehrfache Rectusbildungen vorkommen, von welchen die oberflächliche der Metamerie entbehrt, gleich dem *Pyramidalis* der Säugethiere, welcher auch nicht mit Unrecht als »*vorderer Rectus*« unterschieden ward. Er nimmt seinen Ursprung am medialen Rande des Epipubis und zieht sich mit seinen Fasern empor, um am Rectus gegen die Linea alba zu auszustrahlen, oder auch mit einem sehnigen Abschnitte dahin sich fortzusetzen (Fig. 425 *Pyr*). Von diesen Einrichtungen erhält sich nur der mit dem Verschwinden des Epipubis vom Schambein entspringende Pyramidalis zuweilen als Rudiment, oder auch dieses ist bei den placentalen Säugethieren verloren gegangen. Auch die vom *Transversus* ausgehenden Bildungen kommen beiden Geschlechtern zu, allein in verschiedener Art. Vom Muskel zweigt sich ein einen Inguinalcanal durchsetzender Strang (*Cr*) ab, welcher nach außen gelangt, bei den Weibchen sich oberflächlich verbreitet und dabei dem anderseitigen entgegen läuft. Er nimmt auf der Milchdrüse (*m*) Vertheilung, und vermag dabei als *Compressor mammae* thätig

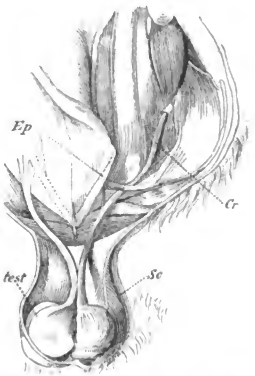
Fig. 425.



Inguinale Bauchwand von Dasyurus viverrinus ♀. *Ep* Epipubis. *Pyr* Musc. pyramidalis. *Cr* Compressor mammae. *m* Milchdrüsen. (Nach O. Katz.)

zu sein. Es kommt ihm wohl eine Function für die Brutpflege zu, und auch der Pyramidalis spielt dabei eine Rolle, indem jener Compressor beim Austritte um das Epipubis verläuft, dessen verschiedene Stellung auf die Zugrichtung des Compressors von Einfluss sein muss. Freilich wird darin kaum die einzige Bedeutung des Epipubis liegen. Worin sie noch besteht, bleibt vorläufig ohne sichere Bestimmung.

Fig. 426.



Inguinale Bauchwand von Dasyurus viverrinus ♂. *Ep* Epipubis. *Cr* Cremaster. *test* Hoden. *Sc* Scrotum. (Nach O. KATZ.)

Beim männlichen Beutelthier (Fig. 426) giebt derselbe Muskel einen Zug (*Cr*) an den Samenstrang ab, mit welchem er den Leistencanal durchsetzt, um sich auf dem im Scrotum befindlichen Hoden auszubreiten (*Cremaster*). Wie sich diese Einrichtung zu der der placentalen Säugethiere verhält, ist noch nicht in allen Punkten aufgeklärt.

Die ventrale Seitenrumpfmuskulatur bot das Untersuchungsobject für die Erforschung der Verkürzungsvorgänge des Rumpfes von Säugethieren (G. RUGE), wodurch eine wichtige Erscheinung zur Feststellung gelangte. Die in der Innervation ausgedrückte Metamerie bot die sicheren Anhaltspunkte. Dadurch erhielt zugleich der am gesammten Körper sich äußernde Vorgang für sein Verständnis eine bestimmte Grundlage.

Zu der Seitenrumpfmuskulatur gehören endlich auch am Halse seitlich befindliche Muskeln. Indem bei Reptilien die Ausbildung eines Halses durch Distalrücken des Thorax und der ihn begleitenden Muskeln erfolgt, bleibt ein Theil jener Muskeln an seiner ersten Stätte, meist durch kurze Muskeln repräsentirt. Daraus sind die *Scaleni* hervorgegangen, auch auf die Ventralfläche der Wirbelsäule des Halses und theilweise der Brust gerückte Muskulatur, wie sie im *Longus* besteht.

Der gleichen Seitenstammmuskulatur gehört auch der *Quadratus lumborum* an, für den bei *Sauriern* Anfänge bestehen. Es sind unterhalb der Intercostales befindliche schräg von hinten nach vorn zu Rippen verlaufende Züge, an welche lateral der Transversus bei Sauriern sich anschließt. Bei Vögeln erfahren sie keine Weiterbildung.

Die costale Muskulatur erlangt in einzelnen Fällen auch bei Sauriern besondere Functionen, wie bei Draco, deren von falschen Rippen gestützter »Fallschirm« dadurch regiert wird.

Eigenthümliche Einrichtungen bilden die als *Diaphragma* beschriebenen, bei manchen Sauropsiden vorhandenen Muskeln. Den *Crocodilen* kommt unter der muskulösen Bauchwand eine von der letzten Bauchrippe ausgehende, dem Peritoneum angeschlossene Muskelschicht mit longitudinalem Faserverlaufe zu, welche sich aponeurotisch in der serösen Umhüllung der Leber befestigt und median auch am Pericard Befestigung nimmt. Mit dem Zwerchfellmuskel der Säuger hat diese die

Baucheingeweide umschließende Bildung gewiss nichts gemein, dagegen ist die bei Vögeln (am meisten bei *Apteryx*) ausgeprägte Einrichtung scheinbar jener der Säugethiere verwandt. Eine von der Lendenregion von starken Pfeilern ausgehende aponeurotische Platte bedeckt die Lungen, schließt aber das Herz nicht mit ein und lässt nur Aortenäste zur Leibeshöhle durchtreten. An den seitlichen Umfang dieser Platte treten Zacken des Transversus abdominis, wodurch sie Bedeutung für die Athmung gewinnt, aber auch als eine dem Zwerchfell der Säugethiere morphologisch gänzlich fremde Bildung sich darstellt. Siehe S. 655.

J. V. Carus, Beiträge zur vergl. Muskellehre (Quadratus lumb. der Cetaceen). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III. H. Magnus, Phys.-anat. Studien über die Brust- und Bauchmuskeln der Vögel. Arch. f. Anat. u. Phys. 1869. St. G. Mivart, Notes on the myology of Iguana tuberculata. Proceed. Zool. Soc. London 1867. H. Gadow, Über d. Bauchmuskeln der Crocodile, Eidechsen und Schildkröten. Morph. Jahrb. Bd. VII. O. Katz, Zur Kenntnis der Bauchdecke und der mit ihr verknüpften Organe bei Beutelthieren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVI. F. Maurer, Der Aufbau und die Entwickelung der ventr. Rumpfmuskulatur b. den urodelen Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XVIII. Derselbe, Die ventr. Rumpfmuskulatur der anuren Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XXII. Derselbe, Dessgleichen der Reptilien. Festschrift für Gegenbaur. Bd. I. G. M. Humphry, Observations on Myology. Cambridge and London 1872. G. Ruge, Zeugnisse für die metamere Verkürzung des Rumpfes bei Säugethieren. Morph. Jahrb. Bd. XIX. Derselbe, Anatomisches über den Rumpf der Hylobatiden. in Max Weber's Zoolog. Ergebnissen einer Reise in Niederl. Ost-Indien. Bd. I. Kästner, Die allg. Entwickelung der Rumpf- und Schwanzmuskulatur bei Wirbelthieren, mit besonderer Berücksichtigung der Selachier. Arch. f. Anat. u. Phys. 1892. Derselbe, Die Entwickelung der Extremitäten- und Bauchmuskulatur bei den anuren Amphibien. Ibidem. 1893. O. Seydel, Über den Serratus posticus und seine Beziehungen z. Obliquus externus und Intercostalis externus. Morph. Jahrb. Bd. XVIII. Derselbe, Über d. Zwischensehnen und den metameren Aufbau des Obliquus externus der Säugethiere. Morph. Jahrb. Bd. XVIII.

c. Ventrale Caudalmuskeln.

§ 184.

Die bei den Fischen geringe Bedeutung des Beckengürtels lässt die Rumpfmuskulatur continuirlich auf den Schwanz übergehen, wenn auch Theile derselben mit dem Becken und der Bauchflosse Beziehungen gewannen. Das Wesentliche ist bereits mit der dorsalen Muskulatur angeführt. Bei den Amphibien wird die Ausgestaltung des Beckengürtels und seine Befestigung an der Wirbelsäule zu einem auch die benachbarte caudale Muskulatur in Umgestaltung bringenden Ereignisse. Bei den *Urodelen* sind am proximalen Theile der Caudalregion mehrere Muskeln aus dem distal indifferenten und wie an der dorsalen Muskulatur sich verhaltenden Zustande getreten und nehmen, den Ursprung an der Wirbelsäule beibehaltend, an Becken und Hintergliedmaße Insertion. Ein medialer zieht an der Cloake vorbei zum Becken (*Ischio-caudalis*), laterale Züge verlaufen theils zum Femur (*Caudali-femoralis*), theils erstrecken sie sich mit anderen vom Becken kommenden zum Unterschenkel (*Caudali-pubo-ischio tibialis*). An einer tieferen Lage ist die an jener oberflächlichen noch deutlich erkennbare Sonderung aus der

Schwanzmuskulatur vollständiger vollzogen. Den *Anuren* kommen in Muskeln, welche von der zum Steißbein reducirten caudalen Wirbelsäule entspringen, umgestaltete Abkömmlinge jener der Urodelen vor.

Auch bei den Reptilien bildet die ventrale Schwanzmuskulatur eine Wiederholung des dorsalen Verhaltens, aber proximal ist sie wieder in eine bei Amphibien begonnene Sonderung fortgesetzt. Sie spricht sich in einer vollkommeneren Umscheidung der Muskeln aus, wenn auch *Ischio-caudalis* und ein mit der bedeutenderen Ausbildung des Ileum aufgetretener *Ilio-caudalis* ebenso wie der *Caudali-femoralis* bei Eidechsen noch durch die metameren Zwischensehnen ausgezeichnet sind. Diese sind bei Schildkröten verschwunden. Der Ischio-caudalis fungirt bei Crocodilen noch als *Sphincter cloacae*, welcher bei Eidechsen gesondert ist, mit noch anderen in der Nähe der Cloake befindlichen und diese bewegenden Muskeln. Dahin gehört auch ein Retractor der Begattungsorgane, der in gleicher Art auch den Schlangen zukommt. Bei den *Vögeln* hat der Sphincter cloacae vollständige Unabhängigkeit von der Wirbelsäule erlangt und die übrige ventrale Schwanzmuskulatur ist wie die dorsale auf einige Muskeln reducirt, von denen zum Becken gelangte in Folge der Umgestaltung des letzteren immer mehr auf die Enden des Pubis treffen. Daneben sind wieder dem Ischium und dem Ilium caudale Muskeln zugetheilt. Was noch der Schwanzwirbelsäule verbleibt, stellt in verschiedener Art sich verhaltende Depressores caudae vor.

Die von der ventralen Caudalmuskulatur an Organe des Beckens abgegebenen Muskeln bieten bei Säugethieren mancherlei neue Differenzirungen. Der Sphincter cloacae ist selbständiger geworden und spielt noch eine einheitliche Rolle bei Monotremen, Marsupialiern, während eine von ihm ausgehende Sonderung eine complicirte, dem After und der Ausmündung des Urogenitalsystems zukommende Muskulatur entstehen lässt, welche bei jenen anderen Organsystemen zu betrachten sein wird. Die dem Schwanze verbleibende Muskulatur verhält sich im Wesentlichen mit jener der Dorsalregion des Schwanzes in Übereinstimmung. Ein *Sacro-caudalis* (Sacro-coccygeus) spielt als Depressor caudae die Hauptrolle. Außerdem sind noch andere vom Schambein und vom Sitzbein zur Schwanzwurzel verlaufende hierher gehörige Muskeln da oder dort unterscheidbar.

Die veränderte Bedeutung des Schwanzes hat, wie das Skelet, auch die Muskulatur beeinflusst, nachdem er mit dem erhöhten Werthe der Gliedmaßen für die Locomotion keine Rolle mehr spielt und nur ausnahmsweise in solchen übrigens neu erworbenen Beziehungen sich findet (Cetaceen). Diesem Rückgange des functionellen Werthes entspricht die Variation der Länge, die bis zum Rudiment herabsinkt. Die Muskulatur bewahrt noch in der Nähe des Beckens einigen Umfang. Sie selbst aber zeigt sich in einem zweifachen Verhalten. Aus proximalen Muskelbäuchen gehen lange, dünne Sehnen hervor, welche sich successive an den Schwanzwirbeln inseriren, so dass auf Strecken eine große Summe jener Sehnen am Schwanze verläuft. Eine andere Art von Muskeln wiederholt sich nach der betheiligten Wirbelzahl, an dem einen entspringend, an dem folgenden mit kurzer Sehne inserirt. So gestaltet sich ventral wie dorsal die Muskulatur im Wesentlichen

übereinstimmend, wobei die Länge des Schwanzes wie die Zahl der Wirbel auch jene der Muskeln beherrscht und die ventralen und die dorsalen Muskeln zu einander sich antagonistisch verhalten.

C. Muskeln der Gliedmafsen.

Herkunft der Muskulatur.

§ 185.

Die Gliedmaßenmuskeln sind Abkömmlinge der ventralen Seitenrumpfmuskeln und werden, wie die ventralen Seitenrumpfmuskeln, von ventralen Ästen der Spinalnerven versorgt. Nur an der Vordergliedmaße macht einer davon eine Ausnahme, indem er von einem Kopfnerven innervirt wird und damit noch die Beziehungen der Gliedmaße zum Kopfe bewahrt hat, die für die Muskeln sonst vollständig verschwunden sind und auch ontogenetisch nicht mehr wiederkehren. Indem wir für das Skelet der Gliedmaßen die Abstammung vom Visceralskelet wahrscheinlich machten (§ 163) und die beiden Gliedmaßen, vordere wie hintere, als caudalwärts gewanderte Organe betrachteten, die, bei den Cyclostomen nicht vorhanden, bei den Gnathostomen bereits in deren niedersten Zuständen in voller Ausbildung uns entgegentreten, muss mit dem Übertritte in die seitliche Rumpfregion auch die Erwerbung von Beziehungen zu deren Muskulatur begreiflich werden. Die alten im Skelet gegebenen Bestandtheile haben sich eine neue Muskulatur erworben, die aus den Seitenrumpfmuskeln successive an sie gelangte und in Anpassung an neu erworbene Bedingungen zu neuer Sonderung kam. Es liegt in dieser *ersten Wanderung der Gliedmaßen* zugleich die Bedingung des Verlustes einer ihnen ursprünglich zukommenden, der Kopfregion angehörigen Muskulatur, und dieser durch neue Einrichtungen ersetzte Verlust wird durch keine ontogenetischen Zeugnisse bestätigt, da er, wie die erste Wanderung, in einer phylogenetisch weit zurückliegenden Periode stattfand, in jener nämlich, welche die uns unbekannten ältesten Vorfahren der Gnathostomen hervorbrachte.

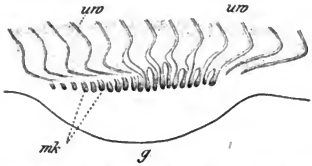
Von der in jener Wanderung sich aussprechenden Erscheinung zeigt sich aber auch später noch ein zuweilen sehr beträchtliches Stück, indem die Gliedmaßen keineswegs unabänderlich den gleichen Abschnitten des Körpers zugetheilt sind. Es wird auch später noch in allen Abtheilungen der Gnathostomen ein *Ortswechsel der Gliedmaßen, eine* secundäre Wanderung vollzogen, bald von beiden, bald nur von einer derselben. Daraus ergiebt sich, dass auch die Muskulatur nicht die gleiche bleibt. Mit dem Überrücken in andere Muskelgebiete geschieht eine successive Übernahme von Bestandtheilen der neuen Gebiete und ein Ausscheiden alter, so dass allmählich der ganze Muskelcomplex der Gliedmaße nun durch einen neuen substituirt wird.

Diese secundäre Wanderung ist größtentheils noch ontogenetisch nachweisbar, für einzelne Stadien an Verschiebungen zu erkennen. Selbst innerhalb von Abtheilungen der gnathostomen Wirbelthiere kommt sie zum Ausdrucke, am großartigsten bei den Sauropsiden. Sie zeigt sich auch im Verhalten der Nerven, welche

in metamerer Hinsicht andere geworden sind, wenn auch die Muskulatur der Gliedmaße anscheinend dieselbe blieb. Aus dieser Verschiedenheit der Innervation entspringt aber auch das Aufhören der strengen Homologie der Muskeln, und diese treten in das Verhältnis der Parhomologie oder imitatorischen Homologie (FÜRBRINGER) (vergl. auch S. 25).

Die *Ontogenese* der Gliedmaßenmuskulatur zeigt bei *Selachiern* die Fortsetzung einer Anzahl von Myomeren (Fig. 427 *uw*) in die durch einen Längswulst dargestellte erste Anlage der Gliedmaßen (*g*). Die Myomerenzahl ist verschieden nach der bei einzelnen Abtheilungen verschiedenen Ausbildung der Flosse selbst. Die an jene Anlagen fortgesetzten Myomerensprossen (*mk*) theilen sich in einen oberen und einen unteren Abschnitt, noch bevor die Sonderung des Skelets erfolgt. Daraus entsteht die Muskulatur der freien Gliedmaße, welche sich aus dem Myomerenverbande löst. Man hat diese Vorgänge phylogenetisch zu verwerthen gesucht, indem man den in die Flosse sich begebenden Complex von Myomerensprossen als einen primitiven Zustand annahm, und da den primitivsten glaubte, wo, wie bei den Rochen, die größte Myomerenzahl betheiligt ist. Wir haben bereits oben beim Skelet (S. 465) auf das gänzlich Verfehlte dieser Auffassung hingewiesen und beurtheilen demgemäß jenen Vorgang als einen *cänogenetischen*, der den successive bei der Ausbildung der Flosse entstandenen Muskelerwerb ihr mit einem Male zutheilt. Genau genommen, besteht aber auch hier noch eine zeitliche Differenz, in welcher das primitive Verhalten sich ausspricht. Es liegt nach meiner Auffassung hier eine zeitliche Verkürzung, eine Zusammenziehung zahlreicher einzelner, phyletisch zeitlich aus einander liegender Stadien in einen einzigen Vorgang vor. Dass relativ erst spät die Skeletsonderung auftritt, ist eine Anpassung an jene Cänogenie. Die letztere erweist sich aus der Vergleichung der Haie mit den Rochen, sowie der ersteren wieder unter einander.

Fig. 427.



Gliedmaßenanlage von einem Embryo von Pristiurus. *uw* Urwirbel. *mk* Muskelsprossen. *g* Contour der Gliedmaße. (Nach RABL.)

Man darf hier nicht übersehen, dass es sich keineswegs um einen einheitlichen Vorgang handelt. Auch hier bestehen zeitliche Differenzen, welche dem phyletischen Vorgange entsprechen und das Cänogenetische auflösen.

Nachdem feststeht, dass das Gliedmaßenskelet nicht einer größeren Anzahl von Körpermetameren angehört und dass seine Radien nicht der Ausdruck einer solchen Metamerie sind, wird der metamere Bezug der Muskulatur aus den Myomeren nicht *direct* von der Radienzahl abzuleiten sein, *sondern ist nur auf die Vergrößerung der immer einheitlichen Flosse beziehbar*, welche Vergrößerung von einer

Vermehrung der Radien begleitet ist. Diese Vermehrung bildet aber einen *secundären Zustand*, wie ihn die Rochen darbieten, während bei den Haien der relativ primitivere besteht. Das gilt speciell für die Brustflosse, die bei den Rochen von jener der Haie sich herleitet und *nicht umgekehrt*. Auch bei den Haien treffen wir wiederum bedeutende Differenzen in der Radienzahl, und wenn wir die Vermehrung dieser Skelettheile als einen fortgesetzten Vorgang sehen und demzufolge die größere Anzahl als einen *späteren* Befund beurtheilen müssen, so werden wir auch bei den Haien die verschiedenen Zustände der Flosse *als eben so viele Zustände der Ausbildung der Flosse* und nicht als der Rückbildung erkennen.

Diese Verschiedenheit im Verhalten des Skelets betrifft aber auch die Muskulatur, und aus jenen Zuständen ist zu schließen, dass für beide noch einfachere vorausgingen und dass also das bei den uns bekannten Selachiern Vorliegende nicht als der absolut niederste Zustand angenommen werden darf. Wenn auch nicht bestimmbar ist, wie Skelet und Muskulatur sich im Speciellen verhielten, so kann doch so viel sicher gelten, dass an der Muskulatur eine geringere Myomerenzahl sich betheiligt hatte. Daraus ergiebt sich, dass die Vermehrung bei den Haien einen späteren Erwerb vorstellt, gerade so wie bei den Rochen die Zunahme der Myomerenbetheiligung an der Composition der Flossenmuskulatur aus einem Fortgange des schon bei Haien vorhandenen Processes entstand. Was in langer Zeit der Phylogenese durch vereinzelte Vorgänge sich langsam und allmählich vollzog, ist im ontogenetischen Processe zusammengefasst, und dem breit sich auf die Flossenanlage ergießenden Strome von Myomerensprossen hat sich der erste Zustand der Flosse ontogenetisch angepasst, indem er eine Längsleiste vorstellt. *Darin liegt wieder eine Cänogenese*, denn jene Längsleiste erscheint bereits *vor* der Sonderung an den Myomeren *als eine Vorbereitung zur Aufnahme der Muskulatur*. Das spätere, in einer Art von partieller Abschnürung der Flosse von ihrer Basis sich darstellende Verhalten, welches an die Lösung des Zusammenhanges der Muskelsprossen mit den Myomeren anknüpft, giebt wieder zu erkennen, dass die Form jener Längsleiste durch die Muskularisirung der Flosse bedingt war und eben darum nichts auf einen Urzustand der Flosse Beziehbares bildet. Auch das erste Auftreten der Flosse bei *Dipnoern* lässt jene Annahme zurückweisen, denn hier besteht nichts von einer Längsleiste, sondern ein knopfförmiger Vorsprung, der sich allmählich in verticaler Stellung zur Flosse gestaltet (*Ceratodus*, SEMON).

Die auf die Flosse getretene Muskulatur, welche beide Flächen der ersteren bekleidet, stellt nur einen Theil der Gliedmaßenmuskeln her, ein anderer bleibt im Rumpfe und tritt zum Gliedmaßengürtel, von wo aus vielleicht in höheren Abtheilungen neue, auf die freie Gliedmaße übertretende Differenzirungen ausgehen.

Wir unterscheiden daher die gesammte Gliedmaßenmuskulatur in die der freien Gliedmaße angehörige und in jene, welche dem Gürtel zugetheilt ist. Beiderlei Abtheilungen sind wieder für vordere und hintere Gliedmaßen gesondert zu betrachten, und die für die freie Gliedmaße erhält wieder nach den jenseits der Fische entstandenen Abtheilungen der Gnathostomen eine Gliederung in Unterabtheilungen.

Die bei Selachiern nach der Ausbildung des Flossenskelets schwankende Zahl an der Muskularisirung der Flosse betheiligter Myomeren ist bei den höheren Abtheilungen eine viel geringere geworden und tritt von den Amphibien an in bestimmtere Normen, wie sich aus den den Plexus brachialis zusammensetzenden Spinalnerven ergiebt. Da diese Nerven nicht ausschließlich den Muskeln der freien Gliedmaße zukommen, sondern auch der, bei Selachiern viel später für den Schultergürtel sich sondernden Muskulatur, so mindert sich die Zahl der für die freie Gliedmaße bestimmten noch weiter, und es wird das bei Selachiern gegebene Verhalten nicht ohne Weiteres auf jene höheren Zustände zu beziehen sein. Dass bei diesen Gliedmaßen ein viel einfacherer Zustand, als er bei Selachiern besteht, den Ausgangspunkt darbot, geht aus jener Differenz der betheiligten Myomerenzahl aufs klarste hervor.

Dass den einzelnen Radien des Flossenskelets Rumpfmyomeren entsprechen, ließ die Vorstellung einer strengen metameren Structur der Flossen erzeugen, welche in einer Formel ihren Ausdruck fand (RABL): »die Zahl der knorpeligen Flossenstrahlen ist gleich der doppelten Zahl der Urwirbel«. Auch diese Angabe fand ihre Widerlegung, bezüglich welcher ich auf H. BRAUS (l. c.) verweise. Skelet und Muskulatur entsprechen sich keineswegs genau, so dass das Verhalten eine Formel vertrüge, ich meine eine solche, die wirklich ein »Gesetz« ausdrückt und nicht bloß einen Zustand von partieller Geltung. An der biserialen Flosse, sei es am Metapterygium der Selachier oder an der Gesammtheit der Flosse bei Ceratodus, erfährt das »Gesetz« seine Abolition.

Dass der Process der Muskularisirung der Flosse bereits in einem Stadium erfolgt, in welchem die histologische Sonderung der Urwirbel sich noch nicht vollzogen hatte, spricht wieder gegen die Zulässigkeit des ontogenetischen Processes als reine Wiederholung der Phylogenese. Es ist absolut undenkbar, dass jene Sprosse in jenem nicht differenzirten Zustande in die Flosse übertraten, und es ist die Annahme, dass von bereits ausgebildeten Myomeren der Process der Muskularisirung der Flosse phylogenetisch begann, unabweisbar. Bringt man damit in Zusammenhang, dass die Sprossung der Myomeren lange vor der Sonderung des Flossenskelets auftritt, so kommt damit der ganze Umfang der Cänogenese zu Tage. Was soll eine Hautfalte, in welche *später* Muskelsprosse einwachsen, für den Organismus leisten? Als eine solche *functionslose* Bildung stellen aber die Autoren den phylogenetischen Anfang der Flossenbildung dar, indem sie die cänogenetischen Momente ignoriren, welche in dem gesammten ontogenetischen Aufbaue sich darstellen und in der Zusammenziehung eines phylogenetisch auf viele Stadien sich vertheilenden Processes beruhen.

Außer dem Verkennen der Cänogenese hat noch eine Erscheinung zu einer irrigen Auffassung der Phylogenese der Flosse geführt. Im Anschlusse an die an der Muskularisirung der Brustflosse betheiligten Metameren geben auch noch die folgenden Metameren Sprosse ab, welche jedoch abortiren. Auf diesen Befund ward die Meinung gegründet, dass die paarigen Flossenanlagen aus einer »einheitlichen Urflosse« hervorgegangen seien. Da die damit zusammenhängende Angabe von der selbständigen, von der Peripherie ausgehenden Genese der Flossenradien (DOHRN, WIEDERSHEIM) durch genauere Prüfung hinfällig wurde (MOLLIER), können auch die Abortivknospen nicht in jener Deutung bestehen. Wenn sie überhaupt vorkommen (sie wurden auch in Abrede gestellt), so sind sie nichts Anderes, als der Ausdruck der Wanderung der Bauchflosse. Sie bezeichnen den Weg, welchen die letztere

zurückgelegt hat und auf welchem dieselbe in früheren Zuständen ihre Muskulatur erhalten hatte. Von diesem, wieder in verschiedene Stadien vertheilten Vorgange tritt dann noch ein Stück in jenen Knospen auf, welche bald zu Grunde gehen, da sie keine functionelle Bedeutung empfangen. Siehe auch meinen Artikel über das Flossenskelet der Crossopterygier etc. Morph. Jahrb. Bd. XXII.

Über die Ontogenese der Flossenmuskulatur der Selachier s. BALFOUR, Elasmobranchier (op. cit.). DOHRN, Studien z. Urgeschichte. Mitth. d. Zool. Stat. z. Neapel. V. 1884. C. RABL, Theorie des Mesoderms. II. Morph. Jahrb. Bd. XIX. u. Vorwort z. 1. Bande der Theorie des Mesoderms. Leipzig 1896. WIEDERSHEIM, Gliedmaßen (op. cit.). MOLLIER, Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. I. Das Ichthyopterygium. Anatom. Hefte. Bd. III. 1893. II. Das Chiropterygium der paarigen Flossen des Störes. Ibidem. 1895. H. K. CORNING, Über die ventralen Urwirbelknospen der Teleostei. Morph. Jahrb. Bd. XXII. H. BRAUS, Über die Innervation der paarigen Extremitäten, ein Beitr. z. Gliedmaßenfrage. Jen. Zeitschr. Bd. XXXI.

Muskeln der Vordergliedmafse.

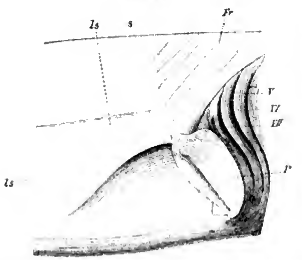
a. Des Schultergürtels.

§ 186.

An dieser Muskulatur ergeben sich zwei Abtheilungen, nämlich Muskeln, welche vom Körperstamme zum Schultergürtel treten, und solche, welche von da aus zur freien Gliedmaße ziehen. Diese Verhältnisse bestehen am einfachsten bei den *Fischen* und bilden die einzigen Abtheilungen, während mit dem Zerfalle der freien Gliedmaße in einzelne, auch functionell verschiedene Abschnitte neue, diesen angepasste Sonderungen entstehen.

Die Abstammung des knorpeligen Schultergürtels aus dem Visceralskelet bekundet sich auch durch einen Muskel, welcher bei Selachiern aus gleichem Ursprunge wie der Constrictor branchiarum hervorgehend nach Abgabe einer Zacke zum letzten Kiemenbogen, mit seiner bedeutenderen Masse an dem Vorderrande des Scapulartheils des Schultergürtels sich inserirt. Sein Ursprung ist dabei auf der Fascie der dorsalen Seitenrumpfmuskulatur weiter nach hinten gerückt (Fig. 428). Er ward oben als *Trapezius* unterschieden (*Fr*). Noch bei Chimaera vorhanden, ist er bei Ganoiden und Teleostei verschwunden, nachdem deren Schultergürtel mit der Entfaltung dermaler Knochen durch diese Befestigung am Cranium erhielt.

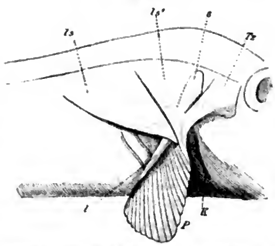
Fig. 428.



Rechte Schultergegend von Heptanchus. *P* Brustflosse, stark verkürzt vorwärts gekehrt. *s* Scapulartheil des Schulterknorpels. *Fr* Trapezius. *ls* Latero-scapularis. *V, VI, VII* Kiementaschen.

Die Nachbarschaft des Schultergürtels zu der Stammmuskulatur bedingt die Verbindungen der letzteren mit dem ersteren, und diese Verbindung führt zu einer Sonderung von Muskeln, welche im speciellen Dienste des Schultergürtels und durch dieselbe auch der ganzen Gliedmaße stehen. Während die bei der Stammmuskulatur betrachteten ventralen Längsmuskeln für den Schultergürtel nur bei coordinirten Actionen Bedeutung besitzen, kommt dem Seitenrumpfmuskel in Bezug auf den Schultergürtel ein höherer Werth zu, da er den Mutterboden für neue Muskeln abgiebt. Wir sahen bei Selachiern (Haien) oberhalb einer die adducirten Brustflossen aufnehmenden Nische des Seitenrumpfmuskels einen breiten Faserzug zum Schulterknorpel sich erstrecken und verschmälert an ihm sich befestigen (Fig. 428 *ls*). Dieser *Latero-scapularis* bietet für den Sonderungsprocess der Muskulatur größtes Interesse, weil er seine Entstehung aus der metameren Muskulatur offenbart. Während am hinteren Abschnitte die der Nachbarschaft zukommenden Myocommata noch die Schicht durchsetzen, werden sie nach vorn zu undeutlich, und es erscheinen mehreren Myomeren entsprechende continuirliche Faserzüge, welche zur Insertion ihren Weg nehmen. Bei Chimären besteht derselbe vom Rumpfe zur Brustflosse ziehende Muskel, aber in bedeutenderer Sonderung, indem zwei differente Insertionen besitzende Muskeln daraus entstanden (Fig. 430 *ls, ls'*). Während bei Haien nur der Schultergürtel in Betracht kam, behält nur die hintere Portion (*ls*) diese Insertion, indess eine fast ebenso bedeutende vordere Portion, die mit ihrem Ursprung den scapularen Abschnitt des Schultergürtels erreicht hat, am Propterygium der Flosse inserirt. Damit wird dieser Portion eine ganz andere Wirkung, und aus dem noch einheitlichen Muskel der Haie sind zwei Muskeln hervorgegangen.

Fig. 429.



Schultermuskeln von Chimaera. *K* Kiemenspalte. *P* rechte Brustflosse, nach vorn gedreht. *s* Scapulartheil des Schulterknorpels. *l* Flossenstamm. *Tz* Trapezius. *ls, ls'* Latero-scapulares.

Diese Befunde von Elasmobranchiern sind für den Einfluss des Gliedmaßenskelets auf die Muskulatur von größter Bedeutung, indem sich bei Haien noch ein *Status nascens* darstellt. *Wir sehen hier eine größere Myomerenzahl im Zusammenhang mit dem Schultergürtel*, derart, dass ein ganz allmählicher Übergang von solchen, die noch ihre Myosepten behielten und durch diese in die Rumpfmuskulatur continuirlich sich fortsetzten, zu anderen, mit undeutlichen oder mit völlig geschwundenen Myocommaten besteht. Daran reiht sich Chimaera, bei der diese Muskulatur einheitlich ward unter Verlust der Myocommata.

Das Zustandekommen dieses Vorganges wird zunächst nicht durch von der Muskulatur direct ausgehende Veränderungen erklärbar. Die Bedingungen liegen vielmehr *in den Myosepten und der diese oberflächlich unter einander verbindenden Fascie.* Denken wir uns den Schultergürtel anfänglich ohne jene Beziehung zur

Rumpfmuskulatur, so wird die Fascie von den benachbarten Myomeren sich zu dem oberflächlich lagernden Schultergürtel erstrecken. *Dadurch* kommt den Myomeren bereits eine Beziehung zum Schultergürtel zu und ihre Action beeinflusst auch den letzteren. Dieser Einfluss muss sich steigern mit der Zunahme der Fascienverbindung, und die nächsten Myomerenabschnitte kommen dadurch in eine mehr auf den Schultergürtel wirkende Function. Damit beginnt die Sonderung, welche successive immer mehr die hinten anschließenden Myomeren in ihren Bereich zieht. Zugleich entfremdet sich eine oberflächliche, aus den Myomeren stammende und dieses anfänglich noch durch ihre Myosepten bekundende Muskelschicht den ursprünglichen Beziehungen und gestaltet sich am Ende des Vorganges (Chimaera) zu einem besonderen Muskel.

Es besteht hier also kein Vorwachsen eines Muskels zum Schultergürtel, sondern es ist ein an die Fascie geknüpfter *mechanischer Process*, wodurch die Muskelsonderung eingeleitet wird. Durch die oberflächliche Fascie wird eine Summe von Myomeren — anfänglich wahrscheinlich nur eine — in functionelle Verbindung mit dem Schultergürtel gebracht und daraus entspringt die morphologische Veränderung größeren Umfanges.

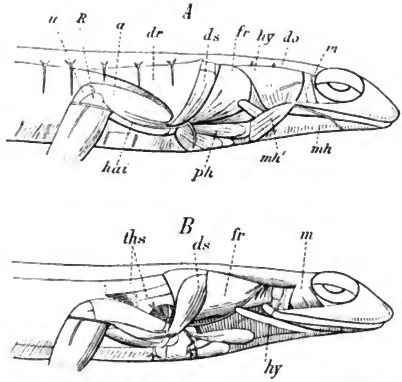
Die craniale Befestigung des Schultergürtels, sowie dessen durch secundäre Skelettheile hervorgerufene Veränderung, hat bei *Ganoiden* und *Teleostei* die bei Selachiern begonnene Differenzirung unterdrückt und ohne jene den ventralen Seitenrumpfmuskel zur Verbindung mit dem Cleithralapparate gelangen lassen. Es bleibt aber bei Teleostei noch die Sonderung jener Nische bestehen (vergl. S. 674 und Fig. 413), wenn auch die sie abgrenzende Seitenrumpfmuskulatur ihre volle Metamerie bewahrt hat.

Erst bei den Amphibien tritt wieder eine dem Schultergürtel vom Stamme her zukommende Muskulatur auf und lässt in ihrer bedeutenderen Sonderung in Zahl und Lage ihrer Bestandtheile die große Lücke erkennen, welche gegen die niederen Zustände besteht. Von der der Kiemenregion entstammenden, dem Vagusgebiete angehörigen Muskulatur hat sich außer dem Trapezius auch noch ein der Innenfläche des Schultergürtels zugetheilter Muskel, *Interscapularis*, erhalten (Anuren), welcher aus einem Adductor arcuum entsprungen erscheint. Der *Trapezius* besitzt bald nur cranialen Ursprung (Anuren), bald ist derselbe auch auf die Rückenfascie fortgesetzt (Salamander) (Fig. 430 *tr*), oder ganz auf die letzte beschränkt, und damit zumeist von geringerer Mächtigkeit (Perennibranchiaten).

Die übrigen Muskeln sind ausschließlich Abkömmlinge des ventralen Seitenrumpfmuskels. Sie lassen sich in allerdings nur theilweise sich deckende Schichten sondern, von denen die beiden äußeren nur am Schultergürtel inseriren, die beiden inneren dagegen an ferner befindlichen Muskeln der Gliedmaße. Die ersteren werden bei ihrer Anordnung am Rumpfe von Nerven versorgt, welche danach als *N. thoracales* zu unterscheiden sind, und wieder in *N. thoracales superiores* und *inferiores* sich trennen, je nachdem ihre Muskeln vom dorsalen oder ventralen Abschnitte des Rumpfes entspringen. Die anderen Schichten versorgen die *N. brachiales*, die als *superiores* die dorsal gelegenen Streckmuskeln, als *inferiores* die ventral gelegenen Beugemuskeln der Extremität versorgen (FÜRBRINGER). Den ersten Schichten gehören von verschiedenen Seiten her zur Scapula gelangende

Muskeln an. Von vorn kommt ein *Levator scapulae* (*Basi-scapularis*, Fürbringer) von der Occipitalregion des Craniums entspringend und bald an den Vorderrand (Perennibranchiaten), bald auch an die Innenfläche des Suprascapulare inserirt (Salamandrinen). Eine Sonderung dieses Muskels in zwei besteht bei Anuren. Derselben Gruppe gehört bei den letzteren noch ein dritter Muskel an, welcher oberhalb des Trapezius, aber durch die Innervation ihm fremd, vom Cranium zur Scapula zieht (Occipito-suprascapularis, Fürbringer). Dann kommt von hinten her ein bei Urodelen aus einigen Myomeren abgelöster und dadurch auf genetischen Zusammenhang mit dem Latero-scapularis der Selachier deutender Muskel als *Thoraci-scapularis* hinzu (*ths*), welcher bei Anuren wiederum in 2 Muskeln zerlegt ist, die von Wirbelquerfortsätzen entspringen. Endlich besteht noch ein von der ventralen Muskulatur stammender Muskel bei Salamandrinen, der sich an die Innenfläche der Scapula befestigt, und bei Anuren mit seinem vorderen Theile Beziehungen zu dem Omohyoideus besitzt (Abdomini-scapularis).

Fig. 430.

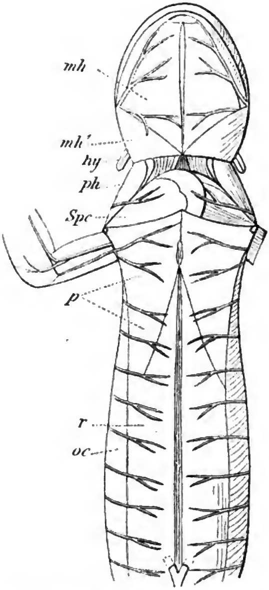


A oberflächliche Muskelschicht von **Salamandra maculosa**. *B* tiefere Schicht nach Entfernung der oberflächlichen Lage. *u* Ulna. *R* Radius. *hy* Hyoid. *m* Adductor. *do* Abductor mandibulae. *mh*, *mh'* Intermandibularis. *ph* Procoraco-humeralis. *fr* Trapezius. *ds* Dorsalis scapularis. *dr* Latissimus dorsi. *a* Anconaeus. *hai* Brachialis inferior. *ths* Thoraci-scapularis (Serratus magnus inferior. (Nach M. Fürbringer.)

Zu den tiefen aus den Nn. brachiales Zweige erhaltenden Schichten gehören mehr dorsal und ventral gelagerte Muskeln. Sie gelangen an den Oberarm und auch weiter. Den ersteren gehört der *Dorso-humeralis* an (*Latissimus dorsi*) (*dr*), welcher in seinem Ursprunge große Verschiedenheiten bietet. Er geht bald schmal, bald breit von der Rückenfascie aus (Urodelen), auch wohl von sogenannten Querfortsätzen (manche Anuren) und inserirt am Oberarmbein. Bei den meisten Anuren ist die Endsehne mit den folgenden Muskeln verbunden, in anderen Fällen tritt sie sogar zum Becken. Die Variation seines Ursprungs lässt diesen als den späteren Erwerb erkennen, und dieses giebt zu verstehen, wie der Muskel

trotz der oberflächlichen Lage einer tieferen Schicht angehört. An seinem vorderen Rande erscheint der von der Außenfläche der Scapula entspringende *Dorsalis scapularis* (*ds*), welcher gleichfalls am Oberarm, an dessen Proc. lateralis inserirt. Ein kleiner aber wichtiger Muskel ist der *Subcoraco-scapularis*, der bald vom Procoracoid, bald von diesem und der Scapula entspringt und am Proc. medialis humeri sich befestigt. Andere Muskeln dieser Gruppe setzen ihren Weg an der Streckseite des Oberarms fort (s. unten).

Fig. 431.



Ventrale Muskeln von Salamandra maculosa. (Mit Angabe der Nerven.) *mh* Intermandibularis (Mylohyoideus) anterior. *mh'* Intermand. (*mh*) posterior. *hy* Hyoid. *ph* Procoraco-humeralis. *Spc* Supra-coracoideus. *p* Pectoralis. *r* Rectus. *oc* Obliquus superficialis. (Nach M. FÜRBRINGER.)

Die ventrale Muskelgruppe zeigt als mächtigsten Muskel den *Pectoralis* (*p*), der seinen Ursprung oberflächlich auf der Fascie des Bauches, den Rectus bedeckend (Urodelen), oder auch noch auf das Sternum und auf das Epicoracoid (Anuren) ausgedehnt hat, nur bei Perennibranchiaten in Reduction erscheinend. Nach diesen Ursprüngen kann er in mehrere Abschnitte zerfallen, die auch in den Insertionen einige Differenzen darbieten. Im Allgemeinen aber findet die Befestigung am Humerus statt. Vom ventralen Theile des Schultergürtels entspringen eine tiefe Lage repräsentirende Muskeln, welche theils vom Schultergürtel zum proximalen Abschnitt des Humerus, theils auch weiter herab, sogar bis zum Vorderarm sich begeben. Die bedeutende Differenzirung des Schultergürtels der Anuren lässt diese Muskeln mehr als bei Urodelen ausgebildet erscheinen (*Episterno-cleido-acromio-humeralis*). Den letzteren kommt diese Muskulatur in mehrere dem Verhalten des ventralen Schültergürtels gemäß gesonderte Muskeln zu. Ein *Procoraco-humeralis* (*ph*) geht vom Procoracoid aus, indess vom Coracoid der *Supracoracoideus* entspringt, unter welchem noch ein *Coraco-brachialis brevis* lagert, der auch den Anuren zukommt. Diese Muskulatur ist nur in ihrer Gesammtheit zwischen Urodelen und Anuren vergleichbar, und der Sonderungsprocess, aus dem sie entstand, hatte schon bei den Vorfahren der uns nur in ihren Ausläufern bekannten

Amphibien-Abtheilungen Platz gegriffen. Außer den angeführten kommen noch besonders bei Anuren mancherlei andere Muskelbildungen im Bereich der Schulter vor. Wir müssen sie hier übergehen, da wir nur die Grundzüge darstellen können.

Eine noch größere Mannigfaltigkeit der Differenzirung tritt bei den Sauropsiden auf. Sie zeigt sich schon in dem Verhalten der von einem *Trapezius* abzuleitenden Muskulatur. Ein bei Schildkröten in Anpassung an den Hals sehr langer Muskel (*Sternocleido-mastoideus*), der am Cranium vom Squamosum entspringt, nimmt am Plastron Insertion, wobei man sich zu erinnern hat, dass in letzterem auch Elemente des Schultergürtels bestehen (vergl. S. 435). Wie dieser Muskel auch von Spinalnerven Zweige erhält, so ist ein anderer wohl gleichfalls aus dem Trapezius entsprungener ganz auf einen solchen angewiesen. Er setzt sich theils aus vom Hals herkommenden Längszügen zusammen, theils aus verticalen am Rückenschilde befestigten Bündeln, die sich nach Scapula und Procoracoid erstrecken. Er bietet bedeutende, größtentheils Rückbildungen ausdrückende Variationen. Bei den Sauriern ist der Trapezius zum ersten Male im Beginne dorsaler Entfaltung, indem er seinen Ursprung vom Cranium über den Rücken hin ausdehnt, und seine Insertion am Schultergürtel behält. Bei manchen eine einheitliche Schicht, ist er bei anderen, aber nicht gleichartig, in zwei Muskel gesondert, davon der vordere als *Capiti-cleido-episternalis,* der hintere als *Capiti-dorso-clavicularis* sich darstellt. Nur ein Theil des erstgenannten Muskels hat die Innervirung vom Kopfnerven, während der andere, sowie der ganze zweite, Spinalnerven empfängt. Dadurch geht der Muskel in ein anderes Gebiet über, und wir haben ein Recht, diese bereits oben (S. 640) in der Kürze erwähnte Muskulatur auch hier zu berücksichtigen, wenn er auch durch jene Änderung der Innervation im neuen Gebiet noch nicht volle Legitimation empfängt. Bei den Crocodilen wird der an der Seite des Halses vom Schädel zum Sternum tretende Muskel (*Capiti-sternalis*) durch die erste Halsrippe in zwei Bäuche geschieden. Ein zweiter, dem Trapezius zugehöriger Muskel ist dem Kopfgebiete entrückt und geht, von der Rückenfascie entspringend, zur Scapula. Er erinnert an die hintere Portion des Trapezius der Saurier. Wiederum von anderer Art erscheint er bei Vögeln, indem er hier vom Kopfe an als ein meist sehr dünner Muskel sich bis zur Schulter und mit dem ihn überlagernden Sphincter colli eng verbunden den Charakter eines Hautmuskels annimmt. Sein distales Ende läuft manchmal in Bindegewebe aus, kann auch einen Levator ingluviei vorstellen, oder es ist bis zur Clavicula verfolgbar. Dabei behält nur der obere Theil die ursprüngliche Innervation, indess der untere in spinale Nervengebiete getreten ist.

Die Zahl der an der Gliedmaßenmuskulatur der Sauropsiden betheiligten Spinalnerven hat sich den Amphibien gegenüber kaum vergrößert, aber es sind je nach der Länge des Halses weiter caudalwärts befindliche Nerven, welche hier die Muskeln versorgen, die in ähnlicher Art, wie bei Amphibien gruppirt sind. Dem oberen Thoracalgebiete gehören von Querfortsätzen oder von Rippen entspringende Muskeln an, die an die Scapula sich befestigen. Sie sind bei *Schild-*

kröten durch einen vom Halse und einen von Rückenwirbeln entspringenden Muskel vertreten (*Collo-scapularis* und *Testo-scapularis*), bei *Lacertiliern* und *Crocodilen* durch eine größere Zahl, welche sich nach Ursprung und Ende theils als *Levator scapulae*, theils als *Serratus* verhalten. Bei den *Lacertilien* ist der Testoscapularis der Schildkröten durch den oberflächlich am Thorax lagernden Thoracoscapularis vertreten, und ein tieferer an die Innenfläche der Scapula inserirter Muskel, der auch vom Hals Ursprünge bezieht, entspricht sowohl einem Levator scapulae als einem Serratus profundus, der ähnlich auch den Crocodilen zukommt. Aber bei diesen kommt es zu einer neuen Sonderung durch einen von der Rückenfascie zur Scapula ziehenden *Rhomboides*, nachdem bereits bei manchen Sauriern (besonders Chamaeleo) Portionen der vorerwähnten tiefen Muskelschicht eine Tendenz zur Ursprungsverlegung dorsalwärts darboten. Bei den *Vögeln* ist ein Rhomboides in einen oberflächlichen und tiefen gesondert, und auch zwei *Serrati*, die von Rippen und Querfortsätzen entspringen, bieten neue Sonderungen, indem der oberflächliche wieder in einen vorderen und hinteren Muskel zerfällt.

In dem unteren Thoracalgebiet gehen Muskeln von der Innenfläche des Sternum (Lacertilier) oder von Rippen (Crocodile) zum Coracoid (*Sterno-* oder *Costo-coracoideus*). Bei den Vögeln werden diese Muskeln als *Sterno-coracoideus superficialis* und *profundus* angetroffen.

In der folgenden, brachialen Gruppe findet die Innervation am Oberarm statt. Als bedeutendster Muskel erhält sich der *Pectoralis*, welcher bei den *Cheloniern* seinen Ursprung auf das Plastron verlegt hat, und bei *Lacertiliern* noch mit Bauchmuskulatur (Rectus und Obliquus externus) Zusammenhang darbietet. Durch die bedeutendere Ausbildung der vom Sternum und Schultergürtel entspringenden Portionen ist er von dem Verhalten bei Amphibien verschieden. Die sternale und episternale Ursprungsportion bietet Spuren einer Sonderung. In der Ausdehnung des Ursprungs auf Rippen und die hinteren Sternocostalleisten wird dem Muskel eine höhere functionelle Bedeutung, die ihm noch bei den *Crocodilen* zukommt, bei welchen die Sonderung von der Bauchmuskulatur zum Vollzug gelangte. Bei den *Vögeln* (Fig. 436 *pth*) ist er am mächtigsten entfaltet in Anpassung an die Function der Vordergliedmaße und kann seinen Ursprung auf die Sterno-coraco-clavicular-Membran, sowie auf das Coracoid (Ratiten) erstrecken, während derselbe nach hinten auf Fascien übergreifend nach dem Bauch zu auch zum Pubis sich ausdehnt. Auch ein abdominaler Theil ist vorhanden (Fig. 436 *pabd*), sowie eine dem Propatagium zugetheilte Portion (*ppt*). Seine Insertion findet an der Crista lateralis des Humerus statt. Die abdominale Portion vom Pubis bildet ein gesondertes Muskelchen.

Ein *Supracoracoideus*, der an der Außenfläche des Coracoid entspringt und sich am Proc. lateralis des Humerus befestigt, ist bei manchen *Cheloniern* noch einheitlich (Trionyx), wie er es bei Urodelen war. Bei den anderen zerfällt er durch Ausdehnung des Ursprungs auf das Procoracoid in zwei Muskeln und besitzt auch bei den *Crocodilen* verschiedene Portionen, indess die *Lacertilier* und *Vögel* die einfachere Form bieten. Aber bei den letzteren hat er den Ursprung

erweitert, indem er vom Coracoid aus auf die vordere Brustbeinfläche gelangt und hier von dem mit seinen Ursprüngen nach dem Rand gedrängten Pectoralis überlagert wird. Er erscheint dann wie eine tiefe Schicht der letzteren (Pect. II), aber durch den Verlauf seiner Endsehne in dem Sulcus supracoracoideus nicht mit dem Pectoralis zusammenzuwerfen. Bei Ratiten, deren Pectoralis reducirt ist, liegt sein Bauch offen.

In der Gruppe der oberen Armmuskulatur nimmt der *Dorso-humeralis* als *Latissimus dorsi* meist eine bedeutende Stelle ein. Bei *Schildkröten* ist sein Ursprung auf den Rückenschild verlegt, an dessen vorderem Abschnitt in verschiedener Ausdehnung, bei Trionyx nur von der Nackenplatte. Bei *Sauriern* geht er von Dornen der letzten Hals- und der meisten Rückenwirbel aus, während er bei *Crocodilen* bei minderem Ursprung durch eine verschiedengradig ausgesprochene Scheidung sich auszeichnet, indem die hintere Portion in die Axillarfascie sich fortsetzt. Die vordere Portion verbindet sich mit dem *Teres major*. Ähnlich verhält er sich auch bei den *Vögeln*.

Eine bei *Schildkröten* von Scapula und Procoracoid, aber auch vom Plastron entspringende und am Proc. lateralis humeri sich inserirende Muskulatur entspricht theilweise dem Dorsalis scapulae der Amphibien. Bei Sauriern ist sie durch den letztgenannten Muskel vertreten, sowie durch einen Cleido-humeralis, beide zusammen einem *Deltoides*, wenn auch nicht vollständig, vergleichbar (Delt. sup. et inf.). Mehr besteht bei Crocodilen die Zusammengehörigkeit beider Muskeln, durch die Innervirung von einem N. axillaris ausgedrückt. Ein Deltoides besteht auch bei *Vögeln*, von der Außenfläche der Scapula und der Clavicula entspringend und mannigfach auf andere Theile übergreifend. Er wird als *major* dem Deltoides scapularis inferior vergleichbar, während ein Delt. minor ohne strenge Homologie ist. Ein *Scapulo-humeralis* der Lacertilier und Crocodile ist bei den Cheloniern wohl nur eine Portion des oben erwähnten Muskels. Bei den carinaten *Vögeln* ist er durch zwei vertreten, die aber nur theilweise dem der Reptilien entsprechen.

Eine den Sauropsiden zukommende, bei vielen Sauriern noch vermisste Sonderung ist der schon oben erwähnte *Teres major*. Bei *Schildkröten* entspringt er am Vorderrande der Scapula und deckt den Subscapularis. Vom hinteren Theile der Scapula geht er bei Sauriern und Crocodilen aus und inserirt in der Nähe des Processus medialis.

Den **Säugethieren** kommt für die Schultermuskeln eine minder bedeutende Divergenz zu, als bei den Sauropsiden bestand, und die auch hier nicht fehlende Mannigfaltigkeit lässt die auf einander beziehbaren Muskelgebilde leichter erkennen. Dabei ergeben nur wenige derselben directe Anknüpfungen an die niederen Befunde.

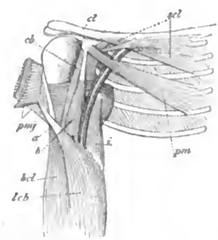
Schon in dem *Trapezius* wird das wahrgenommen, da derselbe trotz bedeutender Ausbildung doch noch zum größten Theile vom Kopfe her innervirt wird. Bei den meisten behält er den Kopfursprung und hat ihn über den Hals (am Ligamentum nuchae) nach den Dornen der Brustwirbel ausgedehnt, die Insertion am Schultergürtel (Spina scapula und Clavicula) erstreckt. Die claviculare Insertion

verstärkt sich durch Übertritt ans Sternum, und die bedeutendere Ausbildung dieser vorderen Portion gestaltet sie zu einem besonderen *Sterno-cleido-mastoideus*, an dem selbst wieder Sonderungen in seinem Längsverlaufe vorkommen (Primaten). Die Reduction der Clavicula lässt an letzterem Muskel nur einen Theil als *Sterno-mastoideus* bestehen (Fig. 433 *stm*). Auch an diesem vorderen Abschnitte des primitiven Trapezius gehen mancherlei Differenzirungen vor sich (Insectivoren, Carnivoren). Eine Theilung des übrigen Trapezius in einen vorderen und hinteren Abschnitt ist nicht selten vorhanden.

In der Gruppe der von N. thoracici superiores versorgten Muskeln ist ein zuerst bei Crocodilen aufgetretener *Rhomboides* vorhanden, welcher seinen Ursprung bis zum Hinterhaupte ausdehnen kann (manche Carnivoren und Primaten). Er kann auch in eine oberflächliche und eine tiefe Schicht getheilt sein (Erinaceus). Derselben Gruppe gehört ein von Rippen, am Halse von Querfortsätzen entspringender Muskel an, der an dem oberen Rande der Scapula sich inserirt (manche Carnivoren, Insectivoren und Nager). Er sondert sich in verschiedener Art dergestalt, dass die vordere, Halsursprünge sammelnde Portion einen *Levator scapulae*, die hintere den *Serratus* (anticus) vorstellt. In der Ausdehnung beider ergeben sich viele Verschiedenheiten und der Levator kann auf das erste Ursprungsbündel vom Atlas beschränkt sein.

Dem unteren thoracalen Nervengebiete gehört der in seinem Vorkommen an die Existenz der Clavicula geknüpfte *Subclavius* an, für den in den unteren Abtheilungen kaum ein Homologon zu finden ist. *Er ist eine Sonderung aus der tiefen Schicht des Pectoralis (major)*, welche wir mit ihrer oberen Portion zu der Clavicula gelangen sehen (Fig. 433 *c*). Wie dieser Befund selten sich erhalten hat, so ist auch selbst die Beschränkung auf einige Ursprungszacken selten. Sie stellt sich bei Hylobates dar (Fig. 432 *scl*), während bei der Mehrzahl der Ursprung einzig an der 1. Rippe besteht.

Fig. 432.



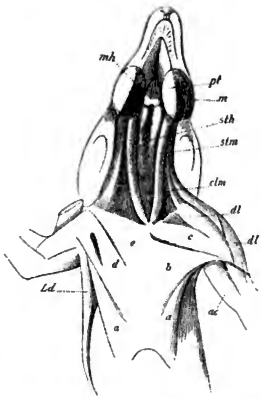
Schultermuskeln von Hylobates leuciscus. *cl* Clavicula. *bcl* Caput longum. *lcb* Caput breve bicipitis. *a* laterale, *b* mediale Portion des letzteren. *i* Latissimus dorsi. *cb* Coracobrachialis. *pmj* Pectoralis major (Endsehne). *pm* Pectoralis minor. *scl* Subclavius. (Nach KOHLBRÜGGE.)

Von den zum Humerus gelangenden Schultermuskeln erscheint im oberen Gebiete der *Latissimus dorsi* wieder als der umfänglichste, bald von der Wirbelsäule, bald von Rippen (Cetaceen), bald von beiden entspringend, auch meist bis zum Becken (Crista ilei) ausgedehnt. Die von der Scapula entspringenden Muskeln entsprechen nicht vollständig ähnlichen der Sauropsiden. Doch besitzt der *Subscapularis* ein Homologon im Subcoracoscapularis der Salamandrinen, und von dem *Supra-* und *Infraspinatus* bekundet der erstere Zugehörigkeit zum Supracoracoideus der Amphibien und Saurier. Der *Teres major* stimmt mit dem der Reptilien im Wesentlichen überein, während der *Teres minor*

wohl aus einer Sonderung der Deltoides oder der diesen in den unteren Abtheilungen repräsentirenden Muskeln entsprang. Er soll bei Beutelthieren, Nagern, auch den meisten Carnivoren fehlen. Der *Deltoides* zeigt sich zwar bei vielen Säugethieren als einheitlicher Muskel, lässt aber schon da mehrere Ursprungsportionen unterscheiden, die bei dem Ausfall einer mittleren, acromialen, den Muskel wie zwei darstellen. Bei Prosimiern erstreckt sich jene über die vordere (claviculare) und die hintere (scapulare) oberflächlich weiter herab und bahnt damit ein Verhältnis an, wie es bei Primaten besteht. (Über seine Verbindung mit dem Cleido-mastoideus s. oben.)

Im *Pectoralis* endlich sind bedeutendere Veränderungen aufgetreten, indem der bisher einheitliche Muskel in mehrfache gesondert wird. Der Ursprung erstreckt sich von Clavicula, Rippen und Sternum auch auf das Abdomen und lässt zwei am lateralen Rande mehr oder minder in einander übergehende oder völlig getrennte Schichten entstehen, die sich verschieden verhalten. Die bedeutendere oberflächliche behält stets die Insertion am Humerus, die tiefe, mit costalen oder auch sternalen Ursprüngen, kann diese Insertion gleichfalls behalten, dehnt sie aber in der Regel noch an die Gelenkkapsel aus (Prosimier) oder schickt einen Zipfel zum Coracoidfortsatz (Quadrumanen), an welchem auch die gesammte Insertion des jetzt einen *Pectoralis minor* darstellenden Muskels stattfinden kann (anthropoide Affen und Mensch). In der oberflächlichen, den *Pectoralis major* darstellenden Schicht ergeben sich durch Änderung der Richtung des Faserverlaufs manche Differenzen, die wir hier übergehen, wie auch die verschiedenen Befunde an der tiefen Schicht in verschiedenen Abtheilungen. Als ein Beispiel dieser Mannigfaltigkeit stellen wir hier den Befund eines Nagers dar (Lepus), an welchem die oberflächliche Schicht drei Portionen unterscheiden lässt (Fig. 433 *a*, *b*, *c*), davon die hinterste (*a*) in die tiefe fortgesetzt ist. In dieser tritt die hintere Portion (*d*) noch an die Kapsel, kann auch theilweise an den Coracoidfortsatz verfolgt werden, indess die vordere sehr dünne Partie sich zur Clavicula und deren ligamentöse Fortsetzung begiebt (*e*). In der Gesammtheit des Pectoralis ist eine Ausdehnung des Ursprungs mit einer

Fig. 433.



Vorderseite des Oberkiefers von Lepus caniculus. *pt* Pterygoideus internus. *m* Masseter. *mh* Mylohyoideus. *stm* Sterno-mastoideus. *sth* Sterno-hyoideus. *clm* Cleido-mastoideus. *dl* Deltoides. *Ld* Latissimus dorsi. *ac* Anconaeus. *a*, *b*, *c* Portionen der oberflächlichen, *d*, *e* der tiefen Pectoralisschicht.

Insertionsänderung derart combinirt, dass die oberflächliche Partie, lateral in die tiefe umbiegend, mit dieser eine nach vorn offene Tasche bildet, deren eine Wand (die oberflächliche) zum Humerus zieht, während die tiefe am Schultergürtel sich befestigt. Eine Ablösung aus der letzteren ist der Pectoralis minor.

Diese Veränderungen werden wohl mit der Rückbildung des Coracoid im Zusammenhang stehen (EISLER), aber gewiss nicht derart, dass die einzelnen Muskeln auf den Thorax überwanderten und, nachdem sie hier neue Muskeln bildeten, das Coracoid seiner Rückbildung überließen. Für eine *Wanderung* der fraglichen Muskeln in dieser Art liegen keine Zeugnisse vor.

Wie schon von der Muskulatur des Kopfes aus die Differenzirung zum Integument tretender Muskeln entstand (vergl. S. 632), so geben auch die Schultermuskeln in ihrer oberflächlichen Lage Anlass zu neuen Differenzirungen, indem sie Verbindungen mit der Haut gewinnen. Solche zeigen sich in den beiden divergentesten Abtheilungen der Amnioten, bei Vögeln und Säugethieren. Bei den Vögeln ist die aus jener Verbindung entspringende Einrichtung in Anpassung an das Federkleid, das damit entfaltete Flugvermögen und den Mechanismus des Fluges. Von verschiedenen Muskeln der Vordergliedmaße haben sich Portionen gesondert, die, theils zur *Flughaut* (Patagium), theils zu gewissen Federfluren (vergl. S. 130) sich begebend, da ihre Insertion finden. Die in zwei Abschnitte, das Pro- und das Metapatagium, gesonderte Flughaut empfängt solche als Spanner fungirende Muskeln aus dem Trapezius, Pectoralis, Deltoides, Serratus, Latissimus dorsi u. a., über welche FÜRBRINGER ebenso wie über die zur Schulter- und Unterflur ausführlich berichtet hat (Morph. der Vögel. I. S. 300 f.). Der wichtigste ist der in das Propatagium zwischen Ober- und Vorderarm sich begebende, aus dem Pectoralis stammende Propatagialis (*ppt*), der mit langer Sehne an der Radialseite des Metacarpus inserirt (Fig. 437). Die terminal zuweilen ein Sesambein führende Sehne ist auf einer Strecke elastisch modificirt. Ein zweiter Patagialmuskel entstammt dem Biceps, liegt hinter dem vorigen und nimmt am proximalen Abschnitte des Vorderarmes auf verschiedene Art Insertion.

Alle diese Muskeln haben das Gemeinsame, dass sie den Ursprung nicht oder wenig verändert haben, und dass in der Insertion das Wesentliche der Neugestaltung liegt. Dadurch unterscheiden sie sich von nur entfernt ähnlichen Verhältnissen bei *Säugern*.

Hier haben Muskeln (Latissimus dorsi und Pectoralis) ihren Ursprung in Weiterausdehnung desselben zum Integument erstreckt und können damit in den einzelnen Abtheilungen eine verschieden mächtige Hautmuskulatur, den *Panniculus carnosus*, herstellen. Indem dieser zur Bewegung der Rücken- und der Bauchhaut dient, wird zwar functionell die Insertion des Muskels am Skelet zum Ursprunge, und der Ursprung im Integument zur Insertion, aber dieses ändert nicht das primitivere Verhalten: die Verlegung von Ursprungsportionen jener Muskeln ins Integument. Daraus erhellt die *fundamentale Verschiedenheit vom Befunde der Hautmuskulatur der Vögel.*

Die Ausdehnung des *Pectoralis* auf das Abdomen und seine hier mit dem Integument eingegangene Verbindung verschafft ihm bei *Säugethieren* eine neue Bedeutung.

Bei den *Monotremen* beginnt diese Einrichtung. Ornithorhynchus hat die Pectoralis-Ausbreitung auf die gesammte Bauchfläche ausgedehnt. Sie verhält

sich sehr einfach. Die beiderseitigen Muskellagen schließen von der Hals- und Brustgrenze an median an einander, ziehen über das Drüsenfeld der Mammarorgane, deren Drüsen zwischen den Muskelzügen ausmünden (Fig. 434 *Gl.ma*) und divergiren vor der Cloake (*Clo*) in lateraler Richtung (Fig. 434). Das gleiche Muskelgebiet ist bei Echidna in der Bauchgegend durch ein Feld (Fig. 435 *M*)

Fig. 434.

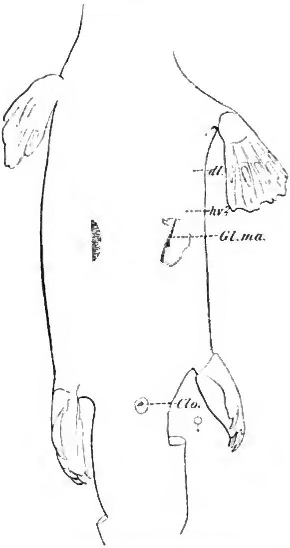
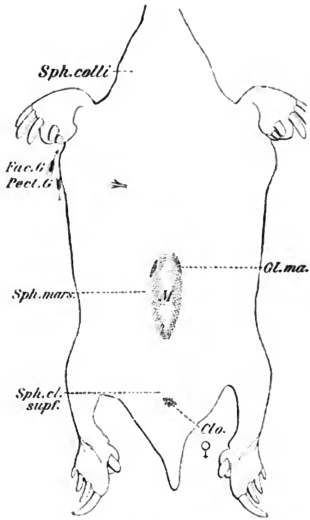


Fig. 435.



Ventrale Ansicht der Hautmuskulatur von Ornithorhynchus und Echidna. *Fac.G.* Gebiet des Facialis. *Pect.G.* Gebiet des Pectoralis. *M* Mammartasche. *Gl.ma.* Mammardrüsen. *Clo.* Cloake. Übrige Bezeichnungen s. im Text. (Nach G. Ruge.)

unterbrochen, an welchem beiderseits die Mammardrüsen (*Gl.ma*) lateral ausmünden. An der Umgrenzung dieses durch den Panniculus vertieften Feldes ziehen die Bündel des ersteren, vorn wie hinten sich durchkreuzend, so dass sie den Schließmuskel (*Sph.mars*) (*Sphincter marsupii*) eines Beutels herstellen. Auch an der Cloake ziehen vorn und hinten gekreuzte und ungekreuzte Bündel des Panniculus und stellen einen Sphincter cloacae superficialis (Fig. 435 *sph.cl.supf*) dar.

Bei Ornithorhynchus wie bei Echidna sind am Panniculus noch folgende

Abtheilungen gesondert. Außer dem medialen, subcutan zum Halse verlaufenden Abschnitte (Fig. 435) besteht noch eine tiefe, an die vorige Portion angeschlossene, welche zum Humerus verfolgbar ist. Sie entspringt daselbst in unmittelbarem Anschlusse an die Insertion der M. pectorales, so dass sie hier ihre Abstammung direct kund giebt (Fig. 434 *hv*²). Sie sendet ihre Bündel zur Haut des Bauches und Rückens bis zur Hinterextremität. Bei Echidna ist es zur Sonderung einer noch oberflächlicheren Lage gekommen (Fig. 435), die bei Ornithorhynchus vermisst wird. Sie begiebt sich zu Stacheln und Haaren der Bauch- und der Rückenfläche und erlangt für die letztere besondere Bedeutung. Der Humeroventralis wird bei Ornithorhynchus durch eine *selbständig* gewordene Muskellage vertreten, welche vom Rücken her unter der Achselhöhle zur Haut der Brust ausstrahlt (Dorso-lateralis, Fig. 434 *dl*). Somit erscheint in beiden Monotremen auch für die Hautmuskulatur jene auch sonst in der Organisation dieser Thiere hervortretende nicht geringe Divergenz.

Die obige Darstellung der Hautmuskulatur der Monotremen ist nach Angaben von Prof. G. RUGE, dem ich auch die beiden Figuren verdanke.

b. Muskeln der freien Gliedmaße.

§ 187.

Wie das Flossenskelet der **Fische** keinen ganz einfachen Zustand darbietet, und sich in den einzelnen Abtheilungen mehr oder minder weit vom gemeinsamen Ausgangspunkte entfernt, so ist auch in der Muskulatur schon manche Complication vorhanden, in welcher ein alter Erwerb sich ausspricht. Dadurch bildet diese Muskulatur einen Gegensatz zu der bei Elasmobranchiern in Betracht gezogenen, noch den Zusammenhang mit Rumpfmyomeren bietenden Muskulatur, die dem Schultergürtel allein zu Theil ward. Die eigentliche Flossenmuskulatur kommt dagegen ontogenetisch aus den in den Muskelsprossen gegebenen Anlagen zur Sonderung und besteht hauptsächlich aus zwei vom Schultergürtel her auf beiden Flächen des Flossenskelets sich verbreitenden Massen. Bei *Elasmobranchiern* und *Dipnoern* geht die zur medialen resp. oberen Seite der Flosse gelangende Muskulatur vom dorsalen Theile des Schultergürtels aus, die vom ventralen kommende nimmt an der lateralen resp. unteren Fläche Verbreitung, so dass beide Portionen in schräger Richtung zur Flosse ziehen. Es besteht dabei eine wenn auch nicht scharf ausgesprochene Schichtung, wobei die tieferen Massen früher zur Insertion gelangen, als die oberflächlichen. Bei Elasmobranchiern sind die Züge nach den Radien geordnet. Bei Dipnoern (Ceratodus) besteht eine Gliederung, indem auf jeder Flossenfläche rechtwinkelige, den Myocommata ähnliche Sehnenzüge die Muskulatur in regelmäßige Abschnitte trennen, deren Winkel basalwärts sieht. Dieses Verhalten beginnt erst mit dem Antritte der Muskulatur auf die Flosse selbst und fehlt in den beiden vom Schultergürtel kommenden Muskelbäuchen.

Bei *Ganoiden* und *Teleostei* wird die vom Schultergürtel zur Flosse sich erstreckende Muskulatur durch die am ersteren aufgetretene Veränderung im

Ursprungsverhalten mannigfach beeinflusst, indem auch das Cleithrum zur Befestigung dient, während andererseits das dermale Flossenskelet nach Maßgabe seiner Ausbildung die Insertionen beherrscht. Mit der größeren Selbständigkeit der knöchernen Strahlen jenes Skelets gewinnt die Zerlegung der Muskulatur in einzelne, auf beide Flächen der Flosse vertheilte Muskelchen eine größere Differenzirung und jedes derselben kommt mit eigener besonderer Sehne zur Insertion. Bei vielen Teleostei führt dieses Verhalten zu einer hohen Ausbildung der Function des Organs, und die *Verbindung der Muskulatur mit dem dermalen oder secundären Flossenskelet hat die Reduction des primären Skelets zur Folge.*

Die Annahme der phyletischen Entstehung dieser Muskulatur aus sprossenden Myomeren, wie die Ontogenese es zeigt, ward bereits oben zurückgewiesen. Wir haben hier vielmehr denselben Process zu Grunde zu legen, wie er bei dem Erwerb eines Muskels am Schultergürtel sich dargestellt hat, denn nur in Thätigkeit befindliche Myomeren, wie sie nach der abgelaufenen Ontogenese bestehen, können zur Flosse gelangt sein, da nur daraus dem Organismus ein sofortiger Gewinn entsteht. Jenes Beispiel zeigt den Weg, auf einer Strecke seines Beginnes sowohl, als auch in weiteren Stadien. Der als Sprossen der Myomeren auf die Flosse, resp. an deren Anlage gelangende Complex bei Selachiern ist so aus successive der Flosse angeschlossenen Rumpfmyomeren hervorgegangen, und für diesen Anschluss und seine Weitergestaltung werden wir wieder die oberflächliche Fascie in Anspruch nehmen müssen, wie bei jenem Muskel der Schulter (S. 673). Durch sie kommt der erste Einfluss der Action der Myomeren auf das Flossenskelet zu Stande. Die folgenden Myomeren setzen sich dann am ersten begonnenen Vorgang fort und die in langen Zeiträumen erfolgte Muskularisirung der Flosse wird dann cänogenetisch zusammengezogen während der Ontogenese beobachtet.

Für die Selachier ist die ontogenetische Literatur oben (S. 672) angeführt. Für Teleostei s. H. K. CORNING, Morph. Jahrb. Bd. XXII.

Die am Gliedmaßenskelet der tetrapoden Wirbelthiere erscheinende Vereinfachung der Skeletelemente geht auch mit bedeutenden Veränderungen der Muskulatur einher. In der Function der Gliedmaße fällt der Schwerpunkt auf deren Endabschnitt, die Hand. Von dieser gehen mannigfache Verrichtungen aus, während die sie tragenden Zwischenglieder, Oberarm und Vorderarm, in der Hauptsache nur eine vermittelnde Bedeutung besitzen, die sich durch deren Articulation erhöht. Wie schon die Schultermuskulatur durch die Insertion ihrer tieferen Schichten am Humerus in ihrer großen Mannigfaltigkeit auf die ganze freie Gliedmaße wirkt und damit auch an der Hand sich äußernde differente Stellungen hervorbringt, so wird auch an dem die Hand zunächst tragenden Vorderarme die große Bedeutung der ersteren durch das Verhalten der Muskulatur bezeugt, indem sie reicher vom Vorderarme zur Hand sich erstreckt.

Die von der Schulter auf die freie Gliedmaße fortgesetzte Muskulatur erscheint an der letzteren in zwei Abtheilungen bis auf die Hand unterscheidbar, welche als *dorsal* und *ventral* sich darstellen, jede von entsprechenden Nerven versorgt (Nn. brachiales superiores [N. radialis] und inferiores), von denen auch die zum Humerus sich begebenden Schultermuskeln zum Theil innervirt wurden. Die dorsalen Muskeln sind im Allgemeinen *Strecker*, die ventralen *Beuger*, meist mit der Wirkung

auf den je nächsten Gliedmaßenabschnitt. Damit wiederholt sich in der Hauptsache ein auch an der Flosse der Fische bestehendes Verhalten. Wir betrachten diese Muskulatur nach den genannten großen Abschnitten, an denen sie in der ganzen Reihe der Wirbelthiere von einander ableitbare, nur in Differenzirung vermannigfachte Verhältnisse darbietet.

1. Muskeln des Oberarmes.

Im Streckgebiete des Oberarmes (innervirt vom Radialis) findet sich eine schon bei Amphibien durch mehrfache Ursprünge und durch einheitliche Insertion am Oberarme charakterisirte Muskulatur, der *Anconaeus*. Ein von der Scapula entspringender Kopf empfängt Zuwachs vom Coracoid und zwei weitere Köpfe, die vom Humerus medial und lateral entspringen. Den Anuren fehlt der coracoidale Kopf und die humeralen bieten manche Eigenthümlichkeiten. Im Ganzen treffen sich die Amphibienbefunde des Anconaeus auch bei den höheren Abtheilungen, aber es besteht am Hauptbestandtheile, dem scapularen Kopfe (Anconaeus longus), von den *Reptilien* an eine von Änderung des Ursprunges abzuleitende Lageänderung, indem sein lateraler Theil ganz oder wenigstens theilweise *lateral* an der Endsehne des Latissimus dorsi vorbeiläuft. Bei den Lacertiliern tritt der schon den Anuren zukommende coracoidale Kopf wieder auf und erlangt bei Crocodilen eine bedeutendere Entfaltung. Auch bei *Vögeln* hat er sich erhalten, während der scapulare Kopf eine Ursprungsausdehnung auf die Clavicula besitzt und die humeralen Köpfe auf einen einzigen reducirt sind. Diesem gegenüber bieten die *Säugethiere* eine bedeutendere Ausbildung des Muskels, dem nicht nur eine Vermehrung des scapularen, sondern auch der humeralen Ursprungsköpfe zukommen kann. Eine Fortsetzung der Insertion des inneren humeralen Kopfes auf die laterale Seite der Ulna findet sich schon bei Prosimiern (Anconaeus quartus des Menschen).

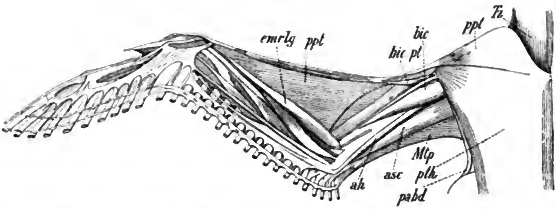
Die der Beugeseite des Oberarmes zukommende Muskulatur hat wiederum die Ursprünge theils am Schultergürtel, theils am Humerus, und inserirt entweder am letzteren oder am Vorderarme. Sie zerfällt bei Amphibien in *Mm. coracobrachiales* (L. longus und brevis), welche vom Coracoid höher oder tiefer herab am Humerus sich befestigen, durch einen *Coraco-radialis proprius* verstärkt, der mit langer Sehne zum Vorderarme zieht. Bei den Urodelen und vielen Anuren bildet er eine Partie des Supracoracoideus. Bei eben denselben verläuft neben jener Endsehne ein von der Beugeseite des Humerus entspringender *Humero-antibrachialis* (Brachialis inferior) zum Vorderarme, vorwiegend am Radius inserirt.

Diese Muskeln erhalten sich mit manchen Modificationen in den höheren Abtheilungen. Der Coraco-brachialis zerfällt bei Cheloniern und Lacertiliern in mehrere, zum Theil aus gemeinsamen Ursprüngen hervorgehende Muskeln, welche bei Schildkröten in der Nachbarschaft des Schultergelenkes sich halten, indess bei Lacertiliern einer, zu einem *Coraco-brachialis longus* ausgedehnt, zum Epicondylus ulnaris sich erstrecken kann. Bei den *Vögeln* tritt dagegen die Unterscheidung in einen Coraco-brachialis internus und externus hervor, davon der erstere sich

proximal, der letztere mehr distal am Humerus befestigt und bei Carinaten im Ursprung zum Sternum ausgedehnt ist. Einheitlicher ist der Muskel bei den *Crocodilen* und dürfte hier dem Coraco-brachialis brevis der Lacertilier homodynam sein. Den *Säugethieren* kommt der Coraco-brachialis in sehr mannigfachen, größtentheils die Ausdehnung der Insertion am Humerus betreffenden Verhältnissen zu. In einen oberen und unteren ist er bei Ornithorhynchus getheilt. Auch bei Prosimiern besteht diese Theilung und die lange Portion kann den ulnaren Epicondylus erreichen. Das besteht auch bei manchen Carnivoren.

In dem Coraco-radialis proprius der Amphibien besteht der Anfang eines neuen Muskels, der, bei *Cheloniern* vom Coracoid ausgehend, an beide Vorderarmknochen inserirt, auch in mehrere Ursprungsportionen gesondert sein kann: *Coraco-antibrachialis*. Zweiköpfig (Biceps) ist er auch bei den meisten *Lacertiliern*, bei welchen er sich, mit der Endsehne des Humero-antibrachialis verbunden, an Radius und Ulna inserirt, ebenso wie bei Crocodilen, denen er einfacher, vor dem Coraco-brachialis vom Coracoid entspringend zukommt. So verhält er sich auch bei *Vögeln*, von denen die Carinaten den Muskelursprung am Acrocoracoid besitzen, wozu noch humeraler Ursprung kommt. Die Entstehung des Flugorgans ist mit der Bildung von Hautfalten verknüpft, *Propatagium* und *Metapatagium*, welche auch die Muskulatur beeinflussen. An das Propatagium hat sich vom Biceps eine Abzweigung gesondert (Fig. 436 *bic, ppt*).

Fig. 436.



Schultermuskeln mit vorderer Extremität von Anser cinereus, ventral. *Tz* Trapezius. *ppt* Pectoralis propatagialis. *pth* Pectoralis thoracicus. *pabd* Pectoralis abdominalis. *Mtp* Metapatagium. *ppt* Propatagium. *bic* Biceps. *bic pt* Biceps propatagialis. *asc* Anconaeo-scapularis. *ah* Anconaeo-humeralis. *emrlg* Extensor metacarpi radialis longus. (Nach M. FÜRBRINGER.)

Unter den *Säugethieren* bietet der als *Biceps brachii* bezeichnete Muskel mannigfaltige Verschiedenheiten in Ursprung und Insertion, wenn auch in letzterer Hinsicht Radius und Ulna allein in Betracht kommen. Es ist eine neue Combination, bei welcher der Coraco-brachialis der Amphibien den Ausgangspunkt bildet, aber auch der Coraco-radialis durch seine Insertion hinsichtlich des kurzen Kopfes betheiligt sein mag. Der lange, mit seiner Ursprungssehne über das Schultergelenk ziehende Kopf besitzt allgemeines Vorkommen, ist aber wohl nicht der ursprüngliche, da bereits in unteren Abtheilungen auch das Coracoid am Ursprunge betheiligt ist.

Jener Kopf stellt den Muskel bei vielen Carnivoren (Hyrax), bei Sus und anderen Ungulaten, auch manchen Nagern (z. B. Cricetus) und Edentaten vor. Zweiköpfig ist der Ursprung bei anderen Nagern, Chiropteren, Prosimiern, wie bei den Primaten. Distal theilt sich der Bauch in zwei und jeder giebt eine Sehne zu den Vorderarmknochen (bei Myrmecophaga), oder nur die Endsehne theilt sich für jene Knochen (Sus). Ungetheilt tritt sie nur zur Ulna (manche Nager und Insectivoren, Hyrax und Ungulaten), oder nur zum Radius (weit herab bei Ornithorhynchus), nur an die Tuberositas radii bei Prosimiern und Primaten.

Der *Humero-antibrachialis* (*Brachialis inferior*, *Brachialis internus*), unter den *Reptilien* stark bei Cheloniern (Emys), schwach bei Lacertiliern und Crocodilen, bei letzteren proximal mit dem Humero-radialis verbunden, entspringt vom Humerus und inserirt an Radius und Ulna, wobei er mit dem Biceps vereinigt sein kann. Unbedeutend ist er bei *Vögeln*, bei denen meist die Ulna die Insertion empfängt. Den *Säugethieren* kommt er meist mit ansehnlich am Humerus erstrecktem Ursprunge zu bei vorwiegend lateraler Lage.

2. Muskeln des Vorderarmes.

Die Disposition der vom Oberarm zum Vorderarm gelangenden Muskeln bewirkt an der letzterem zugehörigen Muskulatur eine bestimmte Anordnung ihrer Hauptgruppen. Die der Streckseite angehörige nimmt mit ihrer oberflächlichen Portion Ursprung mehr von der Radiusseite, während die Beugemuskulatur mehr von der ulnaren Seite ausgeht. Jeder der beiden Gruppen fällt ein Epicondylus humeri zu. Diese Trennung ist dorsal bedingt durch die Insertion des Anconaeus am Vorsprunge der Ulna (Olecranon), volar durch die zum Vorderarm gelangenden Beugesehnen, die über den distalen Theil des Humerus in dessen Mitte zu Ulna und Radius gehen. Dadurch entsteht volar gegen das Ellbogengelenk eine Einsenkung, welche seitlich sowohl von Streckern als Beugern begrenzt wird (Fossa cubitalis). Die beiden Gruppen bieten proximal eine geringe Sonderung ihrer Bestandtheile. Diese macht sich erst distal bemerkbar und zeigt zugleich die oberflächlichen Muskeln zum Theil in längerem Verlaufe als die tieferen.

Unter den *Amphibien* erscheint die *Streckmuskulatur* bei Urodelen minder als bei Anuren specialisirt. Im Allgemeinen nehmen drei Abtheilungen die Oberfläche ein, eine mittlere und zwei seitliche, davon die letzteren theils an die entsprechenden Knochen des Vorderarms, theils an den Carpus gelangen. Die mittlere Muskelmasse vertheilt sich distal zu den vier Fingern. Diese Schicht deckt eine tiefe durch einen von der Ulna entspringenden Muskel, welcher am Metacarpus inserirt. In der Hauptsache kommt die gleiche Muskulatur auch den Reptilien zu, bei denen wir sie näher betrachten. Bei den Anuren bestehen nur theilweise auf jene der Urodelen beziehbare Einrichtungen.

Unter den *Reptilien* giebt sich in der größeren Muskelzahl ein Fortschritt der Sonderung kund. Radiale Muskeln erstrecken sich mit dem Ursprunge weiter am Oberarm herauf, in einen oder auch zwei *Humero-metacarpalis radialis dorsalis* gesondert, nehmen sie theils am distalen Ende des Radius, theils am Metacarpus

Insertion. Sein Bauch drängt sich proximal gegen die Beugefläche des Vorderarms und begrenzt damit ulnar die Ellbogenbeuge. Ein zuweilen mit einem der vorhergehenden verbundener *Humero-metacarpalis* setzt sich distal in eine dünne Carpus und Mittelhand bedeckende Aponeurose fort, in welcher einige (meist drei) stärkere den Fingern zulaufende Sehnenzüge hervortreten. Bei genauerer Prüfung sind sie aber unter sich in Zusammenhang, und es besteht hier der *Beginn einer Sonderung von Strecksehnen* der verschiedenen Stadien. Endlich nimmt an der Ulnarseite ein Bedeutendes der Humero-metacarpalis ulnaris dorsalis ein, welcher theils mit dem vorigen mehr vom Epicondylus ulnaris, theils auch von der Ulna entspringt. Seine Endsehne am Metacarpus ist wieder in indifferentem Verhalten.

Diese Muskeln sind sämmtlich an ihrem Ursprunge unter einander im Zusammenhang und erst distalwärts differenzirt. Manchmal kommt es auch zu einer Sonderung an der ulnaren Grenzseite des Humero metacarpalis radialis, indem hier ein gegen das Metacarpale des ersten Fingers verlaufender Muskelzug etwas selbständiger als die Nachbarschaft erscheint.

Unter dieser Schicht befindet sich eine zweite aus zwei Muskelmassen dargestellt, die schon bei urodelen Amphibien vorkommt. Die eine (*Humero-radialis*) umfasst den Radius und hängt proximal mit der oberflächlichen Schicht zusammen, hat also mit dieser auch den Ursprung gemein. Ihr Ende findet sich distal am Radius, ohne auf den Carpus sich zu erstrecken; mit einem Supinator longus hat der Muskel schon durch seine rein radialen Beziehungen nichts zu thun. Supinirend wirkt ein Theil des folgenden Muskels, welcher distal an der Ulna entspringt. Bei Amphibien viel schwächer, ist dieser von mir als *Ulnari-radialis* unterschiedene Muskel zum Radius in schrägem Verlaufe verfolgbar, und endet theils an dessen Außenrande, theils setzt er sich über den Carpus auf die Hand fort, und zeigt an deren Radialseite Zusammenhang mit der Streckmuskulatur der Finger.

Die Umwandlung der Vorderextremität der Vögel hat an der Streckmuskulatur nur einige Muskeln, aber diese in hoher Selbständigkeit bestehen lassen. Vom Epicondylus radialis humeri entspringen *Humero-metacarpales* (Extensor metacarpi radialis longus [Fig. 436 *emrlg*] und E. metacarpi ulnaris), wozu noch zwei von den Vorderarmknochen als *Radio-* und *ulnari-metacarpales* entspringende Muskeln als Repräsentanten einer tiefen Schicht kommen. Alle inseriren mit langen Sehnen am Metacarpus.

In der allgemeinen Anordnung ergiebt sich bei den Säugethieren eine Fortsetzung der bei Amphibien und Lacertiliern vorhandenen Einrichtungen, aber in Begleitung bedeutender Sonderungen namentlich in Hinsicht der Insertion. Bei bestehender Ausbildung der Hand kommt eine bedeutende Zahl von Muskeln zum Vorschein, die wir jetzt mit den für den Menschen geltenden Bezeichnungen belegen, da sie zum größten Theil mit dessen Muskeln übereinkommen. Die oberflächliche Schicht bietet aus dem Humero-metacarpalis radialis drei Muskeln gesondert, den *Brachio-radialis* (Supinator longus) und zwei am Metacarpus inserirende (*Extensor carpi radialis longus* et *brevis*). Aus der mittleren Streckermasse (Humero-

metacarp. medius) der *Extensor digitorum communis longus*, indem sich die auf dem Metacarpus in Sonderung begriffenen, gegen den 2., 3. und 4. Finger gerichteten Endsehnen in Schrägzüge fortsetzten, welche den Rücken der Finger bedecken. Der Humero-metacarpalis ulnaris dorsalis endlich sonderte sich mit der zum Metacarpus verlaufenden Portion in einen *Extensor digiti quinti* und *Extensor carpi ulnaris*. Die Unabhängigkeit des Kleinfingerstreckers vom Bauch des Extensor digitorum communis ist somit auf einen weit zurückliegenden Zustand begründet.

In der tiefen Schicht walten zwar gleichfalls noch zwei differente Muskelmassen, aber diese sind in anderer Art zu neuen Muskeln gesondert. Der Humero-radialis hat zu den Ursprüngen am Bandapparate des Radius ulnare Ursprünge gewonnen, und erscheint in neuer Leistung als *Supinator* (S. brevis), seine Insertion am Radius ist dabei auf dessen proximalen Abschnitt beschränkt. Der vom distalen Abschnitte der Ulna ausgehende schräge Muskelbauch (Ulnaris radialis dorsalis und U. metacarpalis dorsalis) ist weiter proximal gerückt und repräsentirt eine tiefe Extensorenschicht, aus welcher die laterale Partie in den 1. Finger verläuft und sich hier als Strecker zugleich mit abduzirender Wirkung verhält. Aus ihm kann ein *Abductor poll. longus* und *Extensor brevis* zur Sonderung kommen, wie bei den Primaten, wo sogar noch ein dritter Strecker in verschiedengradiger Sonderung auftreten kann, wie es beim Menschen sich trifft. Ein *Extensor pollicis longus* ist aus der nächsten Partie hervorgegangen, endlich ein *Extensor indicis*, welcher auch an den 4. Finger häufig eine Sehne entsendet.

Für die *Beugeseite* findet von den Amphibien an eine ähnliche Sonderung statt. Wir betrachten sie bei Urodelen. Die am Oberarm in der Nähe des Epicondylus ulnaris entspringende, durch Ursprünge vom Vorderarmknochen sich verstärkende Muskulatur, lässt eine Schichtung erkennen. In der oberflächlichen sind ein ulnarer, ein radialer und ein dazwischen befindlicher mittlerer bedeutenderer Abschnitt unterscheidbar. Der radiale begrenzt die Ellbogenbeuge, schließt sich auf einer Strecke dem Radius an und verläuft dünnsehnig zum Rücken der Hand: *Humero-metacarpalis volaris radialis*. Er entspricht einem *Flexor carpi radialis* und einem *Flexor antibrachii*. Der mittlere Abschnitt läuft gleichfalls aponeurotisch von der Hand aus: *Humero-metacarpalis volaris medius*. Einzelne Sehnenzüge sind zu den Fingern verfolgbar. Ulnarwärts folgt der *Humero-metacarpalis ulnaris volaris* (*Palmaris superficialis*). Von der dritten Partie ist der an der Ulna befestigte Theil als Flexor carpi ulnaris zu deuten, zu welchem aber hier noch andere Beugemuskeln kommen. In der tiefen, durch Nervenbahn von der oberflächlichen gesonderten Schicht bestehen die Ursprünge vorzüglich an der Ulna, und die Muskeln nehmen theils gegen den Radius, theils zur Hand ihren Verlauf. Der letztere Muskel stellt einen tiefen Fingerbeuger vor, der erstere kann wohl proniren, hat aber mit dem Pronator teres, als der er bezeichnet wird, nichts zu thun. Von den zur Hohlhand ihren Weg nehmenden Muskeln geht einer zum Metacarpale 4, wo von seiner Endsehne zu den Fingern verlaufende Muskeln entspringen (Flexor metacarpalis IV profundus longus, Eisler).

Die beiden Schichten bestehen bei Reptilien mit Veränderungen. In der oberflächlichen hat der *Humero-metacarpalis radialis* nach Begrenzung der Fossa cubitalis Verbindung mit dem Radius erlangt und setzt sich im Übrigen an den Metacarpus fort. Der *Humero-metacarpalis medius volaris* tritt oberflächlich in die Palmaraponeurose und bleibt bis zur Hand muskulös. Auch der ulnare Muskel tritt zum Theil in die Aponeurose. Die tiefe Schicht bildet zwei Lagen, indem die beiden bei Amphibien in gleicher Schicht befindlichen Muskeln über einander treten. Der bei Amphibien distale, einen tiefen Fingerbeuger darstellende Muskel überlagert den bei Amphibien proximal befindlichen, und besitzt auch Ursprünge vom Epicondylus. Der bei Amphibien mehr proximale ulnari-radiale Muskel, der jetzt in tiefster Lage erscheint, erstreckt sich in schrägem Verlaufe längs der beiden Vorderarmknochen (Pronator).

Bei den Vögeln sind wieder nur wenige dieser Muskeln erhalten geblieben und den neuen Verhältnissen, welche der Arm als Flugorgan bietet, angepasst Dagegen treffen sich für die Säugethiere Differenzirungen aus jenen niederen Befunden. Der Humero-metacarpalis volaris radialis ist in einen *Pronator teres* und *Flexor carpi radialis* übergegangen, aber der erstere hat einen tiefen Anschluss an die tiefe Pronatorschicht viel mehr als bei Reptilien behalten und spricht damit eine etwas andere Differenzirungsrichtung als bei Reptilien aus. Auch der Humero-metacarpalis volaris medius lässt zwei Muskeln hervorgehen, indem die oberflächliche Schicht des Muskels den *Palmaris longus* bildet, indess die tiefe zum *Flexor digit. comm. superfic.* wird. Der Humero-metacarp. ulnaris volaris geht einfach in den *Flexor carpi ulnaris* über. In der zweiten Schicht begegnen wir dem *Flexor dig. profundus* mit sehr vielen Stadien der von den Endsehnen ausgehenden Sonderung seines Bauches. Auch der Flexor pollicis longus ist ein solches Product.

Die Endsehnen des Profundus durchbohren dabei jene des Superficialis, was bei Reptilien in so fern begonnen war, als die Aponeurose des Superficialis (resp. seines Repräsentanten) an den Fingern die Profundussehnen, welche die einzigen gesonderten Sehnen sind, umfassten. Unter diesem Flexor profundus liegt wieder die tiefe Portion des Pronator, welcher, bei den meisten Säugethieren von längerer Ausdehnung, erst beim Menschen den *Pronator quadratus* formt.

In dem Verhalten der Muskeln des Vorderarms ergeben sich gemäß der bedeutenden functionellen und damit auch morphologischen Umgestaltungen der Vorderextremität der Säugethiere außerordentlich zahlreiche Differenzen. Neben der Ausbildung spielt die Reduction eine bedeutende Rolle, und so kann es zum Verluste ganzer Muskeln kommen, wo deren Function geschwunden ist. Dies trifft z. B. die Pronatoren und Supinatoren, wenn Radius und Ulna engere Verbindungen unter einander eingingen, oder es trifft die Portionen der Fingerstrecker und Beuger, wo Finger der Rückbildung verfallen sind.

3. Muskeln der Hand.

Fast die gesammte Muskulatur des Vorderarmes stand im Dienste der Bewegung der Hand, dem *wichtigsten Abschnitte der Gliedmaße*, weil sich an ihm durch die terminale Lage die ganze functionelle Bedeutung der Gliedmaße in den Beziehungen zur Außenwelt ausdrückt. Sowohl die dorsale als auch die volare Fläche besitzen ihre eigene Muskulatur, welche bei den Amphibien größtentheils nach den Fingern vertheilt ist. An der *Streckfläche* bestehen in unmittelbarem Anschluss an den Humero-metacarpalis med. dors. eine der Fingerzahl entsprechende Zahl von Muskelchen, welche gegen die Finger auslaufen, aber gegen den vorgenannten Muskel scharf abgegrenzt sind. Dass hier eine Abspaltung von letzterem vorliegt, darf wohl angenommen werden. Gegen die Radialseite der Hand verlaufen die schon am Vorderarme aufgeführten Muskelzüge, bei denen eine mehrfache Schichtung bemerkt wird. Der bei Urodelen noch geringen Sonderung der einzelnen Fingermuskeln stellt sich die bedeutende Ausbildung bei den *Anuren* gegenüber, bei denen zugleich eine größere Wirksamkeit im Volum vieler Muskeln der Hand sich ausspricht. Ähnlich verhalten sich auch die Reptilien. Die von der Ulna zur Radialseite des Metacarpus ziehende Muskulatur schließt sich an gleichfalls von der Ulnarseite ausgehende, metacarpal entspringende Muskelchen an, welche an Phalangen sich ansetzen, so dass jedem Finger, die Randfinger ausgenommen, zwei solcher Muskelchen zukommen. Die ganze Einrichtung stellt sich wie eine von der Ulnarseite auf die Hand ausstrahlende Muskelentfaltung dar. Am Ulnarrande kommt noch ein solches Muskelchen vor. Die den Fingern zugetheilten Muskelchen verhalten sich selbständiger als bei Urodelen und haben den unmittelbaren Anschluss an den Vorderarmmuskel eingebüßt. Bei den Säugethieren ist die dorsale Muskulatur verloren gegangen, indem der bei Reptilien noch wenig differenzirte Endsehnen besitzende Extensor digitorum, in letzterer Hinsicht eine Ausbildung empfing. Dann übernimmt er die Function jener dorsalen Handmuskeln, welche dadurch in ihrer Leistung beeinträchtigt wurden.

Die *Beugefläche* der Hand besitzt schon vom Vorderarme her einen differenzirteren Bewegungsapparat; sie ist die für die Function der Finger wichtigere. Bei den Amphibien besitzen die Urodelen eine aus mehrfachen Schichten bestehende Beugemuskulatur für die Finger und bei Anuren hat sich auch diese Muskulatur bedeutend gesondert. Bemerkt sei nur das Vorhandensein zweier Schichten bei Anuren. Bei Reptilien besteht diese Muskulatur jener der Streckfläche ähnlich, und außer einigen nur carpo-metacarpalen Muskeln kommt die Mehrzahl derselben den Fingern zu. Mit der Ausbildung der Hand zu einem mancherlei Verrichtungen dienenden Werkzeuge bietet die volare Muskulatur eine bedeutende Vermehrung, die an Befunde bei Amphibien anknüpft. Eine oberflächliche Schicht bietet sich im Zusammenhang mit den Flexor-profundus-Sehnen in den schon den Monotremen zukommenden *Lumbricales* dar. Die tiefe Schicht nimmt großentheils in den Interstitia metacarpea Platz, welche durch den Verlust

dorsaler Handmuskeln, auch nach der Dorsalseite zu Raum bieten. Es sind die *Interossei*, davon einer mit der in der Greifhand selbständigen *Ausbildung des 1. Fingers zum Daumen* unter Ausdehnung seines Ursprungs auf den Metacarpus zum *Adductor pollicis* wird. Auch die am Radial- und Ulnarrand befindliche Muskulatur gehört dieser Schicht an. Aus derselben stammen auch die bei Affen mit Ausnahme des Orang und des Gorilla vorhandenen *Contrahentes*, welche die Leistung einzelner Finger verstärken, denen sie bald paarig, bald nur vereinzelt zugetheilt sind. Zu dieser der Hohlhand zukommenden Muskulatur gesellen sich noch Muskeln an den Rändern, welche in verschiedener Zahl und Ausbildung der Vervollkommnung des Apparates dienen. In der hier bestehenden mehrfachen Schichtung finden die schon bei Urodelen vorhandenen Befunde die bedeutendste Weiterbildung.

Das Alles kommt nicht zur Entfaltung, wo die Gliedmaße ihre Function vereinfacht hat, in einseitiger Verwendung stehend als bloßes Locomotionsorgan, zumal wo diese Veränderung auch von einer Rückbildung der Finger begleitet wird.

Für die Muskulatur der Vordergliedmaße der pentadactylen Wirbelthiere s. außer den für das Muskelsystem citirten Schriften vorzüglich die grundlegenden Arbeiten M. Fürbringer's, Zur vergl. Anatomie der Schultermuskeln. Theil I: Jen. Zeitschr. Bd. VII. Theil II: Ibidem. Bd. VIII. Theil III: Morph. Jahrb. Bd. I. Ferner dessen Morphol. u. Syst. der Vögel. B. C. A. Windle, The pectoral Group of Muscles. Transact. of the Royal Irish Acad. Vol. XXIX. F. Clasen, Die Muskeln und Nerven des proximalen Abschnittes der vorderen Extremität der Katze. Halle. Nova Acta. Bd. LXIV. No. 4. u. a. m.

Muskeln der Hintergliedmaſse.

§ 188.

Auch für die Hintergliedmaße besteht ein enger Connex zwischen der Ausbildung der Skelettheile und deren Muskulatur. Schon die bei den Fischen gegebenen Thatsachen verleihen diesen Wechselbefunden Ausdruck, und je mehr das Skelet sich von jenem der Vordergliedmaße *durch Reduction* entfernt hat, desto mehr differirt auch die Muskulatur. Die Bedeutung der Gliedmaße als *Flosse* erklärt die Einfachheit der Befunde, bei welchen eine Winkelbewegung die hauptsächlichste Action bildet. Am reducirten Skelet gleichfalls in Reduction, ergiebt sich am ausgebildeten ein *verschiedenes Verhalten* bei *Elasmobranchiern* und bei *Dipnoern*, wobei jeweils die Befunde der Vordergliedmaße maßgebend sind, wenn auch bei den Elasmobranchiern eine eigene Modification des Skelets besteht. Die besondere, die Ausbildung der Gliedmaße begleitende Function lässt die Muskulatur an jenem Organ (*Mixipterygium*) sich betheiligen und ruft damit Differenzirungen hervor, welche hier nicht zu betrachten sind. Ganoiden und Teleostei bieten einfachere Verhältnisse, und die Muskulatur ist dem Skelet conform in weitere Reduction getreten, indem mit der Verminderung der Radien eine Minderzahl von Myomeren an der Muskularisirung sich betheiligt hat. Daraus pflegt beiderseits eine das primäre Flossenskelet überlagernde Muskelschicht gebildet zu werden, deren Bündel in parallelem Verlaufe zum Dermalskelet treten.

Die Zuständigkeit der Muskulatur zum Skelet kann vermuthen lassen, dass das oben für Fische Angegebene auch für die tetrapoden Wirbelthiere seine Geltung habe, dass also, nachdem wir die Homodynamie des Skelets der vorderen Gliedmaße mit dem der hinteren anerkennen mussten (vergl. S. 520), auch in der Muskulatur beider homodyname Zustände walten möchten. Schon eine oberflächliche Betrachtung lehrt dagegen, dass für die höheren Abtheilungen Homodynamie der Muskulatur keineswegs offen liegt, ja, dass auch die nähere Prüfung sehr differente Zustände zu erkennen giebt, während bei den urodelen Amphibien eine unverkennbare Gleichartigkeit vorhanden ist. Indem man nur die höheren Formen betrachtet, könnte man daraufhin, wie es auch geschah, jede Homodynamie in Abrede stellen. Dann blieben viele nicht wegzuleugnende Übereinstimmungen in Frage. So ist es denn zweckmäßiger, nach den Ursachen zu forschen, welchen die Störung der Homodynamie entsprungen sein könnte.

Die Prüfung der an beiderlei Gliedmaßen vor sich gehenden Veränderungen, wie sie schon bei Amphibien sich darstellen, eröffnet uns sehr bald den Einblick in eine functionelle Divergenz. Wenn wir durch die Übereinstimmung des Wesentlichen im Gliedmaßenskelet geleitet, die Vorstellung für begründet halten, dass beiden Gliedmaßen auch eine gleiche Stellung zugekommen sei, so ist das nicht anders zu erweisen, als durch das Zurückgehen auf die Anfangszustände, in welchen freilich noch gar kein Skelet existirt. Aber wenn auch so der primitivste Befund, der wohl auf den ausschließlichen Aufenthalt im Wasser sich beschränkte, ebenso wenig nachzuweisen ist, als wir auch von solchen Amphibien nichts kennen, so ist doch aus der Vergleichung der einzelnen Stadien unter einander darzuthun, dass die schon am Beginne bereits bei Urodelen vorhandene Divergenz sich allmählich vergrößert, d. h. dass das Gliedmaßenskelet sich immer weiter von dem supponirten Ausgangspunkt entfernt. Darin besitzen wir eine empirische Grundlage und können an derselben jedes Einzelverhalten an dem betreffenden Skelet auch in seinem Werthe für den Gesammtvorgang auf das genaueste bestimmen. An den drei großen Abschnitten vollzieht sich eine Änderung in der Stellung und Richtung, wie wir es oben (S. 522) schon angaben, und daraus ergiebt sich eine verschiedene Werthigkeit jener Abschnitte nicht nur, sondern auch der gesammten Gliedmaße. Kurz ausgedrückt kann man sagen, *dass die vordere Gliedmaße den Körper zieht und dass die hintere ihn schiebt.* Das wird auch von Anderen angegeben (EISLER). Der Vordergliedmaße fällt dabei die Initiative zu, ihrer Action folgt jene der Hintergliedmaße.

Aus diesem bei Reptilien und Säugern noch mehr sich ausprägenden Vorgange entspringt eine weite Entfernung vom Anfangszustande, und wir stoßen bei allen in Betracht kommenden Theilen auf mehr oder minder bedeutende Veränderungen. Die Stellung der einzelnen Abschnitte zum Körper, sowie zu einander ist umgewandelt, und nicht minder sind die Verbindungen der Skelettheile (Gelenke und Bänder) modificirt. Es wiederholt sich an der Hintergliedmaße kaum ein einziger Befund der vorderen vollständig. *Das Alles ist das Werk der Muskulatur.* Sie hat die Homodynamie zwar nicht vernichtet, allein doch so sehr gestört, dass

Zweifel an ihrem Bestehen aufkommen konnten, oder dass sie in alter wie in neuer Zeit sehr verschiedenartig aufgefasst ward. Den Erwerb der neuen Einrichtungen, wie sie an Vorder- wie an Hintergliedmaße sich äußern, hat in der Hauptsache die Bewegung des Organismus auf dem festen Lande eingeführt, und damit ist er aus einer Anpassung hervorgegangen. Die erlangten neuen functionellen Beziehungen erklären die Veränderungen der Skelettheile, *aber zugleich wird die Umgestaltung der Muskulatur erklärlich.* Sie folgt den am Skelete entstandenen Veränderungen auf die neue Bahn, und die am Einzelnen aufgetretenen Veränderungen summiren sich, wie jene am Skelet, zu einem bedeutenden Betrage, welcher schließlich auch in der Muskulatur der Hintergliedmaße jenem der vorderen Fremdartiges darstellt. Daraus wird verständlich, dass die Umbildung der Muskulatur an Vorder- und Hintergliedmaße in völlig verschiedener Richtung erfolgt, und *dass die Producte dieses Vorganges einander mehr oder minder fremd erscheinen müssen.* Viel tiefer, als die Homodynamie des Skelets gestört wird, dringt die Wirkung des Umgestaltungsprocesses in die Muskulatur; das Skelet ist conservativer als das labile Muskelsystem. Um so wichtiger sind die Befunde gebliebener Übereinstimmung.

An Stelle der Muskelwirkung mag wohl auch die Ontogenese als Causalmoment für die Homologiestörung angesehen werden. Sie könnte jene Veränderungen auf dem Wege des Wachsthums hervorbringen. und an der Gliedmaße selbst waltete anstatt zwingenden Kampfes friedliche Eintracht! Wie es dann kommt, dass die Veränderung eine nützliche, oder sagen wir bedeutungsvolle wird, bleibt bei jener teleologischen Auffassung ohne Erklärung. Dem gegenüber ist es begreiflich, dass mit der anfangs wohl nur zeitweisen Änderung der Lebensweise vom Organismus die Anpassung an das Neue versucht werden muss und durch Muskelthätigkeit eine Änderung der gegebenen Gliedmaßenstellung und der Lage der Einzeltheile angestrebt wird, um allmählich die neue Locomotion hervorzubringen. Das vom Einzelnen Erworbene ward vererbbarer Besitz, dessen Vermehrung in langen Zeiträumen in jenen Zuständen der Differenz beider Gliedmaßen zum Ausdrucke kam. Die Veränderung erfolgte aber an beiderlei Gliedmaßen, und es ist nicht nur die hintere von der vorderen different geworden oder umgekehrt, vielmehr ist für beide *der Ausgangspunkt von einem gemeinsamen Indifferenzzustande* zu suchen, und wenn auch an der hinteren manches Primitive blieb, so kann sie doch nicht geradezu als jenen Zustand fortsetzend gelten.

Die Muskulatur der Hintergliedmaße ist viel weniger als die der vorderen untersucht, und besonders in Bezug auf die Innervation. Wir beschränken demgemäß auch unsere Darstellung auf die äußersten Umrisse, wie wir ja für das gesammte Muskelsystem ein näheres Eingehen auf das Detail vermeiden mussten. Auch die genaueste Beschreibung eines Falles giebt alleinstehend der Vergleichung keine Unterlage ab.

Muskeln der freien Gliedmafse.

§ 189.

Dem großen Complex von Muskeln, welche am Skelete des Körperstammes in der Umgebung des Schultergürtels Ursprung finden, um an letzterem zu inseriren, mangeln die Homologa in der Beckenregion. Dem Becken kommen keine

seiner Bewegung dienende ansehnlicheren Muskeln zu, denn es ist mit der Wirbelsäule in Verbindung, die von den Amphibien aufwärts sich festigt. Diese Verschiedenheit vom Schultergürtel steht mit der oben beregten functionellen Differenz im Zusammenhang. Einzelne vorhandene Muskeln jener Art haben sich wohl aus einem Zustande erhalten, in welchem der Beckengürtel noch in primitiven Verhältnissen sich befand. In der Anordnung besteht wie an der vorderen Gliedmaße eine dorsale und eine ventrale Schicht, welche aber, wie dort, der scharfen Abgrenzung entbehren, so dass nur durch die Innervation sichere Bestimmung möglich wird.

Die vom Stamm zum Oberschenkel gehende Muskulatur kann in zwei Gruppen gesondert werden, davon die eine bei Amphibien durch einen *Ilio-femoralis* repräsentirt wird. Er entspricht einem *Glutaeus* (*maximus*), welcher auch noch bei Säugern sich weit herab inseriren kann, sogar bis zur Plantarfascie (Ornithorhynchus). Ebenda sind auch *Glutaeus medius* und *minimus* einheitlich. Vom Glutaeus minimus wird bei Carnivoren und Affen ein besonderer *M. scansorius* abgezweigt. Aus den Schwanzmuskeln ist der *Caudo-femoralis* in mehrfachen Zuständen zu treffen, bis er endlich in den *Piriformis* der Säugethiere übergegangen ist. Dem *Psoas* entsprechende Muskulatur ist wohl aus subvertebraler entstanden (Ruge), was davon nicht verschieden ist, wenn man jene Stätte nur unter Querfortsätzen von Lendenwirbeln annimmt (Eisler). Im *Pubo-ischio-femoralis internus* der Amphibien ist bei Reptilien eine Auflösung vor sich gegangen, in mehrfache Portionen, deren eine vielleicht auch dem *Iliacus* entspricht.

Eine starke Muskelmasse repräsentirt eine *Adductorengruppe* bei Urodelen mit dem Ursprung von der Ischiumhälfte an der Symphyse und der Insertion an das Planum poplitaeum der Tibia (Menopoma). Darunter eine kürzere, nur zum Femur gelangende Portion. Bei den *Reptilien* bleibt die Insertion auf das Femur beschränkt. Mit ausgedehnteren Ursprungssonderungen bei *Vögeln* ergiebt sich diese Muskulatur auch bei *Säugethieren* sehr mannigfach und schon bei Marsupialiern bestehen mehrfache Zustände. Im *Adductor magnus* deutet die Diploneurie auf zwei verschiedene Muskeln, indem der in die Endsehne zum Condylus gehende Bauch vom Ischiadicus innervirt wird. Dass man noch keinen Muskel kennt, dem dieser Bauch angehören möchte, spricht zwar gegen jene Auffassung (Eisler), allein vorläufig wird man die Frage noch offen lassen dürfen. Ein diploneurer Muskel ist auch der bei Urodelen von dem sehr mächtigen *Pubo-ischio-femoralis internus* sich abspaltende *Pectineus*, der bei Beutelthieren an der Innenfläche der Wurzel des Epipubis entspringt. Er bildet zwei je vom Femoralis und Obturatorius innervirte Schichten. Als letzter Muskel der zu den Adductoren gehörigen Gruppe ist der *Gracilis* zu nennen, welcher bei *Urodelen* von der Länge der Symphysis sacro-iliaca, bei Ornithorhynchus auch noch von der Außenseite des Epipubis entspringt und hier als breite Platte über dem Adductor lagert. Von diesen Muskeln fand ein Theil seinen Weg bis zum Unterschenkel, es waren Angehörige der oberflächlichen Schicht, denen dadurch die Ausdehnung gestattet war.

Die dem Oberschenkel eigene Muskulatur hat zum großen Theile ihren

Ursprung an demselben und nimmt am Unterschenkel Insertion. Es sind wesentlich Streckmuskeln an der dorsalen oder vorderen Fläche, Beuger an der entgegengesetzten ventralen oder hinteren. Ein *Ilio-extensorius*, dem sich andere zum Theil schon vorhin aufgeführte Muskeln in gemeinsamer Sehne anschließen können, bildet den Ausgang bei Urodelen. Eine tiefe Schicht desselben bleibt am Femur, indess die oberflächliche zum Unterschenkel tritt. Daraus ist in der Tiefe die Gruppe der *Vasti* entstanden, mit denen der oberflächliche Muskel als *Rectus femoris* sich zu gemeinsamer Sehne vereinigte. Die Beuger werden bei Urodelen durch einen *Ischio-tibialis* und *Ischio-flexorius* repräsentirt. Sie bilden ein mediales und ein laterales Bündel. Der Ischio-tibialis nimmt seine Sonderung in den *Semimembranosus* und *Semitendinosus* bei Säugern. Aus dem Ischio-flexorius entsteht der lange Kopf des *Biceps femoris*. Er entbehrt zuerst der fibularen Insertion und hat diese auch bei Ornithorhynchus noch nicht vollkommen erreicht. Lange hält er sich getrennt (Marsupialier, Affen, selbst Anthropoide). Das wohl aus der Streckmuskulatur entstandene, nur vom N. peronaeus innervirte *Caput breve* besitzt in jener Muskulatur bei Didelphys cancrivora einen Repräsentanten (Eisler).

Unterschenkel und Fuſs.

Wie an der Vorderextremität der Endabschnitt mit dem vorhergehenden eine Einheit repräsentirt, so auch an der Hintergliedmaße, und auch der Fuß findet erst successive einige Selbständigkeit gegen den Unterschenkel. Demgemäß setzt sich auch die Muskulatur des Fußes direct vom Unterschenkel her fort, und indem dieses sowohl dorsal als auch ventral geschieht, wird der selbständigen Beweglichkeit des Fußes für sich eine Schranke, die erst mit der Ausbildung von Sehnen in den höheren Abtheilungen verschwunden ist.

Die *Urodelen* bieten die niedersten Befunde, in denen sich zugleich eine noch sehr deutliche Übereinstimmung mit dem Verhalten an der vorderen Gliedmaße erkennen lässt. Die *dorsale Muskulatur* wird wesentlich durch die Strecker gebildet. Sie erscheinen in zwei Schichten. Eine oberflächliche kommt in Ausdehnung und Form dem Befunde an der Vordergliedmaße gleich, und entspringt vom Femur und dem Fibulaköpfchen. Bei manchen setzt sich die Ursprungssehne nach dem Oberschenkel fort. Der bedeutendste Muskel ist der *Extensor digitorum pedis longus*, dessen zum Fuße verlaufender Bauch dort verbreitert in eine gemeinsame Endsehne übergeht, aus welcher sich der Zehenzahl entsprechende Einzelsehnen ablösen. An den Bauch dieses Muskels schließen sich seitlich ein an der Tibia entspringender Muskel an, einem *Tibialis anticus* vergleichbar, sowie fibularwärts zwei nur abgezweigte Bündel des Extensor digit. longus, durch die Insertionen an das Fibulare sowie an das Tarsale 5 unterschieden. Es sind die ersten Zustände einer als *Peronaei* (*P. longus* und *brevis*) unterschiedenen Muskulatur. In der tiefen Schicht befinden sich über einander lagernde Schichten, die bis zu den Zehen verlaufen und *kurze Strecker* vorstellen. Sie überlagern den Fußrücken und können zu dreien unterschieden werden (Menopoma), während bei anderen

nur einer besteht (Menobranchus). Der erstere Fall dürfte einem primitiveren Zustande um so mehr entsprechen, als für mehrere Reihen von Zehenstreckern auch in den höheren Abtheilungen einzelne Muskeln sich erhalten haben, welche dann zumeist ihre Lage noch am Unterschenkel besitzen. Der *Extensor hallucis brevis* ist ein solcher Rest. Eine mittlere Abtheilung pflegt sich auf dem Fußrücken zu erhalten, indess eine tiefe bei Urodelen den Metatarsalien zugetheilte Streckerschicht verschwunden ist.

Wenn die Strecker am Unterschenkel dem Gebiet des Peronaeus angehören, so macht Ornithorhynchus eine Ausnahme, indem hier der mediale Theil, *Extensor dig. longus* und *Tibialis anticus*, vom Femoralis versorgt sind, während schon bei den Marsupialiern dieses Gebiet dem N. peronaeus zugetheilt ist (G. RUGE). Wir sehen darin eine bedeutende Lücke unserer Erfahrungen und unterlassen alle Vermuthungen über das Zustandekommen dieser Differenz, welche der vollständigen Homologie der genannten Muskeln entgegensteht. Auch dann bleibt in der Muskulatur noch vieles Gemeinsame. An der *ventralen Seite*, welche den Beugern angehört, überlagert bei *Urodelen* ein oberflächlicher *Plantaris superficialis major* die tiefen und geht vom Condylus lateralis femoris und der entsprechenden Fibulakante entspringend zur Plantarfascie. Er entspricht dem *Plantaris* der Säugethiere und ist wahrscheinlich dem an der Hand vorhandenen oberflächlichen Beugemuskel homolog. Ein zweiter schwacher Muskel liegt unter diesem: *Plantaris superficialis minor*, der, gleichfalls fibularen Ursprungs, zur Fascie verläuft, und noch weiter fibularwärts ein dritter: *Fibulo-plantaris*, welcher durch eine Zwischensehne mit einer Schicht nach den fünf Zehen ausstrahlender Beugemuskeln des Fußes zusammenhängt. Es scheint hier ein zum Fuße gelangender Muskel vorzuliegen, der von den ihm benachbarten gleichen Verlaufs sich löste, nach Maßgabe der Fortsetzung zum Fuße und der hier stattfindenden Theilung in Zehenmuskeln. Darunter befindet sich eine Schicht, *Plantaris profundus*, in mehreren Portionen, und durch schrägen Verlauf von der Fibula nach der Tibia charakterisirt. Darin liegt die Homologie mit dem Pronator der Vordergliedmaße. Eine tiefe Lage gleichen Ursprungs nimmt nur mit ihrem proximalen Theile noch an der Tibia Befestigung, indess der distale schräg zum Tarsus gelangt. Der gesammten ventralen Muskulatur des Unterschenkels kommt somit eine schräg von der Fibula tibialwärts ziehende Lage zu, und es besteht nichts, was der Vorstellung, es läge hier eine Sonderung eines einheitlichen Muskels vor, zuwiderliefe. Diese Muskulatur ist bei *Sauropsiden* in sehr verschiedener Art weitergebildet, wobei das beregte Gemeinsame mehr oder minder verloren geht.

Die Herstellung eines oberflächlichen, durch die gemeinsame Endsehne einheitlichen Muskels beginnt bereits unter den Reptilien; sie ist begleitet von einer voluminöseren Entfaltung des *Plantaris superficialis minor* wie des *Fibulo-plantaris*. Der *Plantaris superficialis major* bleibt bei den *Säugern* zunächst ein starker Muskel, von welchem bei Beutelthieren eine tiefere Masse sich sondern lässt. Von den beiden, jetzt medial und lateral entspringenden Muskelbäuchen besitzt jeder seine besondere, zum Fuße gelangende Endsehne. Aus der Verschmelzung beider

entsteht die *Achillessehne*, welche am Tuber calcanei inserirt. Von den Beutelthieren besitzt sie nur Thylacynus (EISLER).

Die sich hier vereinende Muskulatur bildet einen *Extensor pedis*. Die beiden, lateral und medial vertheilten Köpfe lassen den Muskel als *Gastrocnemius* bezeichnen. Der laterale Kopf bietet seine tiefe, im fibularen Ursprunge sich weiter ausdehnende Partie bei Beutlern als *Soleus* dar, welcher erst später auch nach der Tibia im Ursprunge fortschreitet. Mit der durch Ausbildung einer besonderen Endsehne erfolgenden Emancipirung vom Gastrocnemius, mit dem er nur in der Achillessehne zusammenhängt, stellt er mit diesem einen *Triceps surae* vor. Das Schicksal des Plantaris superf. major ist an dessen aponeurotische Endfascie geknüpft. So lange sie noch frei über die Sohlfläche verläuft, zu den Zehen sich vertheilend, kommt dem Muskel als Beuger der Zehen sowie auch bei der Plantarstreckung des Fußes eine Wirkung zu. Es ist nicht die Ausbildung des Fersenhöckers des Calcaneus, wodurch der Muskel in seiner Function geändert wurde, denn auch beim Bestehen jenes Tuber läuft seine Sehne hinter der Achillessehne über den Calcaneus zur aponeurotischen Plantarfascie, wie bei manchen Nagern und Prosimiern (Galago), wenn sie auch zum Calcaneus schon bei manchen Beutlern sich abgezweigt hat. Die ausgedehntere Verbindung der Plantaraponeurose mit dem Calcaneus nimmt dem Muskel seine Bedeutung und bedingt dessen Reduction, wobei seine zehenbeugende Function auf die inzwischen erfolgte Ausbildung anderer Muskeln übergegangen ist. Von diesen bestehen nur wenige, den Zusammenhang der Einzelbefunde erleuchtende Erfahrungen, so dass wir, von Ausführlichem absehend, nur hervorheben wollen, dass dem *Plantaris profundus* der Urodelen der daraus entstandene *Interosseus cruris* der Reptilien und Säuger entspricht. Er ist bei Marsupialiern ein bedeutender Muskel, aus welchem wahrscheinlich der *Popliteus*, wie er bei Anthropoiden und dem Menschen sich darstellt, hervorging. Von den übrigen Muskeln sind außer dem *Tibialis posticus* zwei Zehenbeuger zu nennen.

Am Fuße bleiben an der Plantarfläche die schon den Urodelen zukommenden mehrfachen Schichten von Beugemuskeln erhalten und treten allmählich in ähnliche Sonderungen wie an der Hand, so dass wir auch den Contrahentes wieder in den gleichen Abtheilungen wie bei der Hand begegnen, wenn sie auch mit geringen Differenzen versehen sind. Während an den beiden ersten Abschnitten der Gliedmaßen die bedeutendsten Umgestaltungen in der Muskulatur sich abspielten, hat ein minderes Maß von jenen die Endabschnitte getroffen, und Hand und Fuß haben bei aller Ausbildung des Einzelnen doch im Ganzen die Übereinstimmung der Muskulatur bewahrt, wo nicht eine bedeutende Divergenz der Leistung der Gliedmaßen selbst auch die der Muskulatur entsprechend beeinflusste, wie als Beispiele die Vögel anzuführen sind. Die anfängliche Indifferenz der Finger und Zehen tritt nicht bloß durch Reductionen der *marginalen* Theile, sondern auch durch an denselben auftretende Sonderungen zurück. Die Ausbildung des ersten, der Radialseite angehörigen Fingers oder der gleichen Zehe zu einem Greiforgan ist von Modificationen der Muskulatur begleitet, deren einer schon oben (S. 693)

gedacht ist. Die Einrichtung gestaltet sich dabei zu einer typischen. Diese Ausbildung eines Daumens erscheint bei Prosimiern und bleibt den Primaten, während sie in den nächsten niederen Ordnungen nur unvollkommen sich darstellt. Vielen Beutelthieren kommt auch für die Großzehe ein gleiches Verhalten zu, der Fuß wird »handartig«, und dieses bleibt bei Prosimiern und Primaten, mit Ausnahme des Menschen, bei welchem er jenen noch in der Ontogenese nachweisbaren Zustand verloren hat.

G. Ruge, Untersuchungen über die Extensorengruppe am Unterschenkel und Fuße der Säugethiere. Morph. Jahrb. Bd. IV. — Entwickelungsvorgänge der Muskulatur des menschl. Fußes. Morph. Jahrb. Bd. IV. Suppl. — Verschiebungen in den Endgebieten der Nerven des Plexus lumbalis d. Primaten. Morph. Jahrb. Bd. XX. — Varietäten im Endgebiete der Art. femoralis des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. XXII. Eisler, op. cit.

Von den elektrischen Organen.

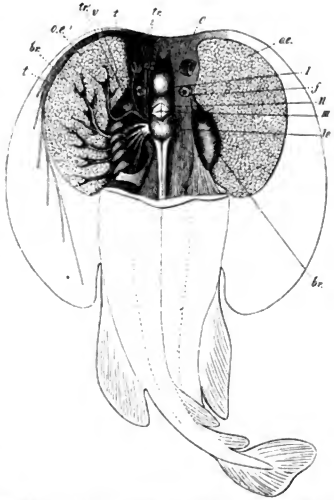
§ 190.

Am lebenden Muskel äußern sich bei dessen Function elektrische Vorgänge, die auf Veränderungen des feineren Verhaltens der contractilen Formelemente beruhen und von der Innervation des Muskels beherrscht sind. Daraus entspringt durch Umbildung jener Formelemente die Entstehung von Organen, die man elektrische heißt, weil in ihnen unter dem Einflusse von Nerven in verschiedenem Maße Elektricität frei wird. Solche Organe sind unter den Fischen verbreitet, bei Selachiern (Rochen) und bei Teleostei verschiedener Abtheilungen. Sie finden sich an sehr verschiedenen Örtlichkeiten des Körpers und geben dadurch zu erkennen, dass sie sämmtlich differenten Ursprungs sind, wenn auch für alle *die Umbildung von quergestreiften Muskelfasern* die Entstehung hervorrief. Auch in der Structur der einzelnen Organe spricht sich manche Verschiedenheit aus.

Bei einer Anzahl dieser Organe bleiben die Zeugnisse der Herkunft vom Muskelsystem noch in der Structur erhalten, und die Ontogenese hat die Veränderung der Muskelfasern vollständig aufgedeckt. Solche Organe finden sich bei *Rochen* (Raja) ventral zu beiden Seiten des Schwanzes (Schwanzorgan), von Spindelform und etwas transparenter Beschaffenheit. Unmittelbar unter dem Integument befindlich nehmen sie eine bald größere, bald geringere Strecke der Schwanzlänge ein und gehen allmählich in nicht veränderte Muskulatur über. Da in ihnen nur ein schwacher elektrischer Strom erzeugt wird, hatte man diese Organe früher als *pseudoelektrische* von den anderen unterschieden, mit denen ihre Structur Ähnlichkeit besitzt, aber im Ganzen hält sie sich auf einer tieferen Stufe und bewahrt manche auf die Abstammung von Muskelfasern verweisende Verhältnisse, die denn auch direct von jenen herkommend erkannt worden sind. Dass auch die »pseudoelektrischen« Organe elektrisch wirksam sind, wenn auch in schwächerem Maße als die anderen, ist zur Evidenz gebracht. *So wird also Muskulatur zu besonderen, dem Organismus wohl als ein Vertheidigungsmittel dienenden Einrichtungen*

umgebildet, und diese Einrichtung betrifft sehr verschiedene Regionen des Körpers. Daraus geht hervor, dass *die Umbildung an verschiedenen Theilen der Muskulatur Platz griff.* Man darf daraus schließen, dass die genannten Organe trotz ihrer histologischen und physiologischen Übereinstimmung morphologisch differente sind. Sie können nicht von einander oder von einem gemeinsamen Stammorgan abgeleitet werden, sondern stellen ganz selbständige Differenzirungen dar, wofür auch die Beziehung zu sehr verschiedenen Nerven, sowie nicht minder ihr Vorkommen in weit von einander stehenden Abtheilungen der Fische spricht.

Fig. 437.



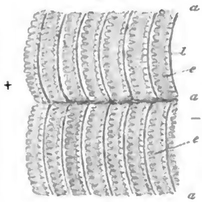
Ein Zitterrochen (Torpedo) mit dem präparirten elektrischen Organ, von oben gesehen. Rechterseits ist das Organ *o.e* bloß an der Oberfläche freigelegt. Median grenzt es an die noch von einer gemeinsamen Constrictorschicht überzogenen Kiemensäcke (*br*), die auf der anderen Seite einzeln dargestellt sind. Auf derselben linken Seite sind zugleich die zum elektrischen Organ tretenden Nervenstämme präparirt und eine Strecke weit ins Organ *o.e'* verfolgt. Die geöffnete Schädelhöhle zeigt das Gehirn: *I* Vorderhirn, *II* Mittelhirn, *III* Hinterhirn, *le* Lobus electricus des Nachhirns. *v* Nervus vagus. *tr* Trigeminusgruppe. *tr'* elektrischer Ast. *o* Auge. *f* Spritzloch. *t* Gallertröhren des Integuments. *br* Kiemen.

Wie schon im Organ der Rochen, bietet sich auch bei den anderen eine bestimmte Structur, die im Wesentlichen gemeinsam ist. Es bestehen verschiedenartig geformte, von einander abgegrenzte und mit Gallertsubstanz erfüllte Abschnitte, an deren eine Fläche Nerven herantreten, um feine Netze zu bilden, aus denen schließlich eine die Nervenendigung darstellende *elektrische Platte* hervorgeht. Das nähere Verhalten dieses Apparates betrachten wir an *Zitterrochen* (Torpedo), bei denen es am längsten und anatomisch wie physiologisch am genauesten bekannt ist. Diese Thiere besitzen jederseits ein zwischen dem Kopfe, den Kiemensäcken (Fig. 437 *br*) und andererseits dem Propterygium der Brustflosse gelagertes, die ganze Dicke des Körpers durchsetzendes Organ (*o.e*), welches dorsal wie ventral vom Integument überzogen wird. Eine derbe sehnige Haut bildet eine specielle Umhüllung. Jedes der beiden Organe setzt sich aus zahlreichen parallel neben einander stehenden Säulchen oder Prismen zusammen, die ihrerseits wiederum aus einer Reihe auf einander geschichteter Elemente, den oben erwähnten Kästchen, bestehen. Letztere sind

durch Gallertgewebe inniger unter einander vereinigt, und alle empfangen die in die Prismen eindringenden Nerven, im Gallertgewebe zum Theil mit Blutgefäßen sich verzweigend, von unten her, so dass die der Nervenendigung entgegengesetzten, freien Flächen der elektrischen Platten im gesammten Organ dorsal gerichtet sind. Sie besitzen eine glatte obere Fläche.

Zum Organ treten fünf starke Nervenstämme, der vorderste ist der Ramus electricus aus der Trigeminusgruppe (Facialis), die vier hinteren entstammen der Vagusgruppe. Die Nerven finden, zwischen den Kiemensäcken verlaufend, ihre gröbere Verzweigung zwischen den Prismen, wie an der linken Seite umstehender Figur zu ersehen ist. Die in das Organ übergegangene Muskulatur wird der Innervation zufolge dem Kopfe, vielleicht dem Kiemenapparate angehört haben.

Fig. 438.

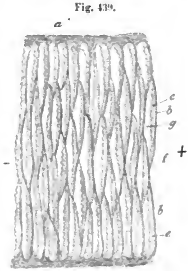


Längsschnitt durch zwei Säulen des elektrischen Organs von Gymnotus. a horizontale Scheidewände. l Querwände, nach dem Kopfende convex. e elektrische Platten. (Nach M. SCHULTZE.)

Bei Narcine besteht ein ähnliches Verhalten. Die *elektrischen Teleostei* finden sich nur in der Abtheilung der Physostomen, den ältesten Formen. Die betreffenden Organe gehören dem Rumpfe an, ihre Nerven kommen aus dem Rückenmark.

Beim *Zitteraal* (Gymnotus electricus) sind jederseits zwei elektrische Organe vorhanden, welche dicht unter der äußeren Haut, am Schwanztheile des Körpers liegen und eine ansehnliche Längenausdehnung besitzen. Von der aponeurotischen Umhüllung dringen horizontal gerichtete Lamellen in das Organ und zerfällen dasselbe in zahlreiche über einander gelegene säulenförmige Abschnitte, die wiederum durch senkrecht auf der Längsachse des Fisches stehende, secundäre Scheidewände in viele schmale, ziemlich hohe und sehr lange Fächer abgetheilt sind, die den oben geschilderten Kästchen entsprechen. Zahlreiche Spinalnerven treten zu den Organen.

Fig. 439.



Längsschnitt durch einen Theil des elektrischen Organs von Malapterurus. a Integument. a' Aponeurose gegen die Muskulatur. b Septen. e elektrische Platte. g Gallertsubstanz. f Schwanzseite. (Nach M. SCHULTZE.)

Der *Zitterwels* (Malapterurus electricus) zeigt das elektrische Organ mit dem den ganzen Körper umgebenden Integument in doppelter Aponeurosenhülle verbunden und symmetrisch in zwei Hälften getheilt. In jedem der Organe verlaufen unzählige zarte bandartige Membranen, nur durch geringe Zwischenräume getrennt, von dem dorsalen Ende des Organs bis zum ventralen herab, und stellen ebenso viele quer auf der Achse des Fisches stehende Scheidewände vor, die wiederum durch schräge Lamellen vielfach unter einander sich verbinden. Auf diese Weise entsteht ein reiches Fachwerk mit einzelnen scheiben- oder linsenförmigen Hohlräumen, welche je eine ein Nervenende aufnehmende elektrische Platte bergen, somit als den Kästchen beim Zitterrochen entsprechend anzusehen sind. Bezüglich der Nerven

besteht beim Zitterwels ein eigenthümliches Verhalten, indem jedes der beiden elektrischen Organe nur von einem im Rückenmark entspringenden Nerven versorgt wird, der sich schon oberflächlich vielfach verästelt. Dieser elektrische Nerv entspringt zwischen dem zweiten und dritten Spinalnerven und wird nur von Einer colossalen, von dicker Hülle umgebenen Faser gebildet. Alle Verzweigungen der Nerven am und im elektrischen Organ beruhen auf Theilungen der Primitivfaser, welcher als Ursprungsstätte eine colossale, vielfach verästelte Ganglienzelle entspricht. Die beiderseitigen Ganglienzellen sind neben einander gelagert.

Die *Mormyri* tragen je ein Paar elektrischer Organe zu beiden Seiten des Schwanzes, und zeigen dieselben von länglicher Gestalt, gleichfalls durch senkrechtes Fachwerk in viele Kästchen getheilt, die sich ähnlich wie die des Zitterwelses verhalten, und die auch hinsichtlich ihres feineren Baues an die übrigen elektrischen Organe sich anschließen. Nervenzweige empfängt das Organ aus zahlreichen Spinalnerven wie bei dem Schwanzorgan der Rochen. Hinsichtlich *Gymnarchus* besteht wohl ein Anschluss an die verwandten Mormyren.

Als die wichtigsten Elemente der elektrischen Organe sind die oben erwähnten elektrischen Platten anzusehen; flach ausgebreitete, aus verschmolzenen Zellen bestehende Gebilde, in welche die elektrischen Nerven übergehen. Es ist immer nur Eine Fläche dieser Platten, zu welcher die Nerven treten, und diese Fläche ist in allen Platten eines Organs dieselbe. Sie ist zugleich diejenige, die sich elektro-negativ verhält, wogegen die entgegengesetzte freie Fläche der Platte elektro-positiv erscheint. Beim Zitterrochen ist die obere Fläche elektro-positiv, denn der Antritt der Nerven an die in den prismatischen Säulen gelegenen elektrischen Platten findet von unten her statt, und auch bei Gymnotus treten sie an die hintere, im Moment der Elektricitätsentwickelung negative Fläche der Platten, und die vordere, sich positiv verhaltende ist die freie. Die Richtung des Stromes geht daher von hinten nach vorn. Bei Malapterurus scheint das Verhalten ein umgekehrtes zu sein, indem die Stromesrichtung vom Kopfe zum Schwanze geht (Dubois-Reymond), obgleich die Nerven an der hinteren Seite der Platte herantreten, die vordere somit als die freie erscheint. Es hat sich aber ergeben, dass je eine Platte von einem Nerven von hinten her durchbohrt wird und letzterer erst an der vorderen, im Momente des Schlags negativen Fläche an die elektrische Platte ausstrahlt, so dass also auch hier zwischen anatomischem Befunde und physiologischem Verhalten Übereinstimmung waltet (M. Schultze). Die specielleren Verhältnisse bei diesen bedürfen aber wie bei anderen noch der Feststellung, nachdem hinsichtlich jener nur *Torpedo* und *Raja* genauer gekannt sind. Bei diesen ergeben sich jedoch Übereinstimmungen in der Structur der elektrischen Platte mit bedeutungsvollen Differenzen, welche mit der stufenweisen Ausbildung des Organs im Zusammenhange stehen. Die Nerven bilden den Hauptbestandtheil der Platte. Sie gehen in fortgesetzter Theilung als blasse Fasern schließlich in ein sehr dichtes Maschenwerk über, dessen Lücken an gewissen Stellen geringer sind als die verzweigten Nerven, so dass fast die gesammte Platte aus Nervensubstanz besteht. Nach der dem Eintritte entgegengesetzten Fläche zu folgen noch andere, hier zu übergehende Sonderungen, aber darüber lagert eine Schicht fein fibrillärer Art, in welcher bei schwach elektrischen Fischen noch Reste quergestreifter

Muskelsubstanz vorkommen, welche bei stark elektrischen fehlen. (Näheres bei BALLOWITZ.)

Auch die elektrischen Organe von Mormyrus stimmen im Wesentlichen mit Obigem überein.

Folgende Schriften sind über den Bau der elektrischen Organe der Fische anzuführen: SAVI, Recherches anatomiques sur le Système nerveux et sur l'organ electrique de la torpille. Paris 1844. — R. WAGNER, Über d. fein. Bau des elektr. Organs d. Zitterrochen. Abh. d. K. Ges. d. Wiss. Göttingen 1847. — ROBIN, Recherches sur un appareil qui se trouve sur les poissons du genre des Raies. Ann. Sc. nat. III. VII. — ECKER, Untersuchungen zur Ichthyologie. Freiburg 1856. — BILHARZ, Das elektrische Organ des Zitterwelses. Leipzig 1857. — M. SCHULTZE in Arch. f. Anat. u. Phys. 1858. S. 193. und Abhandl. d. Naturforsch. Ges. zu Halle. Bd. IV u. V. — A. KÖLLIKER, Über die Endig. der Nerven im elektr. Organ. Verhandl. d. phys.-med. Ges. z. Würzburg. Bd. VIII. — M. REICHENHEIM, Über d. Rückenmark u. den elektrischen Lappen von Torpedo. Heidelb. 1876. — BABUSCHIN, Entw. d. elektr. Organe u. Bedeutung der motorischen Endplatten. Centralblatt für die med. Wiss. 1870. Derselbe, Übersicht der neuen Untersuchungen über Entwick. und physiolog. Verhältn. d. elektr. und pseudoelektr. Organe. Arch. f. Anat. u. Phys. 1896. — TH. W. ENGELMANN, Die Blätterschicht der elektr. Organe von Raja in ihren genetischen Beziehungen zur quergestr. Muskelsubst. PFLÜGER's Archiv. Bd. 57. — EWART, The Electrical Organ of the Skate, On the development of the Electr. Organ of Raja. Philos. Transact. 1889. 1893. — E. BALLOWITZ, Über den Bau des elektr. Organs von Torpedo. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII. Derselbe, Über d. feineren Bau des elektr. Organs der gewöhnlichen Rochen. Anat. Hefte. Bd. VII. Heft 3. Derselbe, Zur Anat. d. Zitteraals (Gymnotus electricus). Arch. f. mikr. Anat. Bd. L.

Vom Nervensystem.

Vom Nervensystem der Wirbellosen.

Erstes Auftreten des Nervensystems.

§ 191.

In diesem Organsystem kommen die wichtigsten Leistungen für den Organismus zum Ausdruck, und das Maß der Höhe der Organisation ist mit der Ausbildung dieses Organsystems eng verknüpft. Es nimmt Zustände der Außenwelt von den den Körper umgebenden Medien her auf und überträgt Willensimpulse auf den Bewegungsapparat. So bestehen im Nervensystem leitende Bahnen, welche wir *Nerven* heißen und deren Formbestandtheile Nervenfasern sind. Zellen bilden die centralen Elemente (Nerven- oder Ganglienzellen), von denen die Fasern ausgehen. Sie gelten als Sitz der specifischen Thätigkeiten des Nervensystems. Wahrnehmungen der Außenwelt, Vorstellungen, beides gewiss in niederster Art beginnend, finden in diesen Zellen ihre Entstehung ebenso wie da auch Willenserregungen erzeugt werden. So ergeben sich jene Elemente als die wesentlichsten Bestandtheile des Nervensystems, dessen Fasern dagegen nur die Rolle der Leitung übernehmen. Indem wir die leitenden Bahnen theils mit empfindenden Theilen (Sinneszellen) in Zusammenhang sehen, theils mit den contractilen Elementen (Muskelfasern) und beiderlei Bahnen mit Ganglienzellen in Zusammenhang, so ergiebt sich daraus, dass die auf dem ersteren Wege geleiteten Reize den Zellen zugeführt und in diesen, direct oder unter dem Einflusse anderer damit in Zusammenhang stehender Zellen, umgesetzt werden, um, auf die anderen Bahnen übertragen, in Contractionen der Muskelfasern sich auszulösen. Den Ganglienzellen kommt dadurch die Bedeutung centraler Apparate zu. Ihre Vermehrung beruht auf functionellen Complicationen.

Das Empfindungsvermögen des indifferenten Protoplasma bildet den Ausgangspunkt jener Sonderung, die bei den *Protozoen* noch indifferent ist, indem alles Protoplasma des Körpers in jener Hinsicht sich gleich verhält. Bei den *Metazoen* sind Formelemente der Sitz der Empfindung. Aus einem Theil derselben gehen unter einer anzunehmenden Potenzirung jener Function Nervenzellen hervor, deren der Intercellularstructur entstammende Fortsätze zu Nervenfibrillen oder summirt zu Nervenfasern sich ausbilden.

§ 192.

Bereits beim Muskelsystem musste für die ersten Zustände desselben auch jener Vorgänge gedacht werden, durch welche die ein Nervensystem darstellenden Einrichtungen entstanden (vergl. S. 171). Es waren aus dem ectodermalen Verband sich lösende Formelemente, welche, bei Cölenteraten in eine subepitheliale Lage gelangend, hier mit langen Fortsätzen (Fasern) eine Schicht zusammensetzten und einerseits mit im Ectoderm verbleibenden Zellen (Sinneszellen), andererseits mit der darunter befindlichen Muskelschicht einen Zusammenhang erkennen ließen. Letzteres geschah nicht auf directem Wege, sondern vermittels der die contractilen Elemente (Muskelfibrillen) umscheidenden Zellen, welche noch als Epithelbestandtheile verblieben.

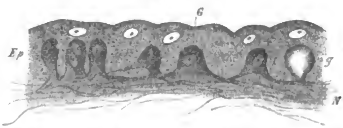
Ob dieses Verhalten das absolut niederste repräsentire, ist nicht sicher, vielmehr lässt der metazoische Organismus auch für seine ersten Anfänge, wie sie ja auch ontogenetisch sich wiederholen, noch einfachere Zustände voraussetzen, solche nämlich, in denen die Formbestandtheile des Nervensystems sämmtlich noch innerhalb des *Ectoderms* ihre Lage behielten, d. h. durch Ectodermzellen vorgestellt sind. Wenn die Erfahrung sie austretend kennen lehrt, so ist daraus nur zu folgern, dass sie in früheren Zuständen noch im Ectoderm enthalten waren.

Die ersten sicheren Nachweise für das Auftreten von Bestandtheilen eines Nervensystems sind für die Cölenteraten erbracht. Bei *Hydroiden* ist vom Ectoderm her, unterhalb desselben, ein Nervengewebe entstanden, welches aus großentheils vereinzelten Nervenzellen und deren Fortsätzen in Fasern besteht. Ähnlich verhalten sich auch die *Anthozoen*. Die Fasern stehen theilweise mit den im Ectoderm befindlichen Formelementen (Sinneszellen) in Zusammenhang, wobei sie auf intercellulären Wegen des Ectoderms sich vertheilen, während die Muskulatur noch den directen Zusammenhang mit ectodermalen Zellen bewahrt hat (s. S. 596). Eine reichere Verbreitung besitzt dieses Nervengewebe an der Mundscheibe bei Anthozoen, was mit der hier bedeutenderen Vermehrung der Sinneszellen im Zusammenhang steht. Die ganze Einrichtung steht noch nicht auf der Stufe eines gesonderten Organs, sie stellt nur ein *Gewebe* vor und zugleich eine Schicht der Körperwand. Einen weiteren Schritt zeigt nur das »Nervensystem« der *Medusen*. Bei den *Acraspeden* ist am Stiel der eigenthümlichen Sinnesorgane derselben, der sog. Randkörper, ein geißelntragendes hohes Epithel entfaltet, welches aus seinem besonderen Verhalten als Sinnesepithel gedeutet werden darf. Denn mit diesen Elementen stehen Fibrillen in Verbindung, welche unter jenem Epithel und in dessen Umgebung eine ansehnliche Schicht bilden, von der aus auch Züge in die Nachbarschaft sich fortsetzen. Ein aus ähnlichen Fibrillen gebildetes Geflecht liegt unter der Ectodermbekleidung der Subumbrella und zeigt vereinzelte spindelförmige, seltener in drei Fortsätze auslaufende Zellen im Verlaufe der Fibrillen. Spricht sich in der mächtigen Ausbildung der fibrillären Nervenschicht in der Nähe von Sinnesorganen eine engere Beziehung zu diesen aus, so entbehren doch die einzelnen, nach der Zahl der Randkörper am Schirm vertheilten Fibrillenmassen

einer Verbindung zu einem Ganzen und die ganze Einrichtung ermangelt der Einheitlichkeit. Einer solchen begegnen wir bei den *Craspedoten*. Hier ist am Schirmrande ein doppelter Nervenring gebildet, über welchem ein wimperndes Sinnesepithel besteht. Der eine, stärkere Nervenring liegt über, der andere unterhalb der Ansatzstelle des Velum. Beide führen neben Fibrillenzügen auch Ganglienzellen, die im unteren Ringe größer sind (Fig. 440). Von diesen ziehen sich feine Geflechte zu dem Velum und der Subumbrella, deren Muskulatur wohl von da aus innervirt wird.

Auch die am Schirmrande befindlichen Sinnesorgane erhalten von daher wie auch vom oberen Ringe Nerven, während die Tentakeln nur vom oberen versorgt werden. Es besteht also hier nicht bloß eine entschiedenere Localisirung des nervösen Apparates, sondern derselbe entsendet auch bereits Complexe von Fibrillen, die als »Nerven« bezeichnet werden können.

Fig. 440.



Ein Stück vom unteren Nervenringe von Cunina sol maris. *Ep* Epithel. *G* Nervenzelle. *N* Faserschicht. *g* ausgefallene Zelle. (Nach R. Hertwig.)

Was uns an diesen Einrichtungen am meisten interessiren muss, das ist die Beziehung zu den Sinnesorganen, *in deren Nachbarschaft die Ausbildung des Nervensystems erfolgt.* Mag man sich vorstellen, dass das sonst im Körper zerstreute Gewebe, ein diffuses Nervensystem, in der Nähe der Sinnesorgane, von denen ausgehend es Reize empfängt, sich sammelte, oder mag man auch die erste Erscheinung des Nervengewebes an die Entstehung der Sinnesorgane knüpfen, in den letzteren wird ein Causalmoment für die locale Ausbildung dieser Organisation zu erkennen sein.

In beiderlei Befunden erscheint eine Divergenz, die auf den mehr diffusen Zustand des Nervensystems zurückführt. Die bei den Acraspeden bestehende Vertheilung von Nervencentren steht aber in so fern tiefer als die Ringbildung der Craspedoten, als bei dieser die Einheitlichkeit des Organs sich ausspricht, freilich ohne dass eine schärfere Trennung zwischen centralen und peripherischen Regionen gegeben wäre.

Während die oben von Anthozoen beschriebene Nervenschicht vom Ectoderm ausgeht, kommt bei denselben auch noch ein dem Entoderm zugehöriger Abschnitt des Nervensystems vor, welcher am unteren Ende des Schlundrohres beginnt und hier mit dem ectodermalen in Zusammenhang steht. Die Nervenfibrillen bilden hier keine geschlossene Schicht, sondern finden sich mehr als ein Geflecht, welches, analog wie die ectodermale Nervenschicht, zwischen Entoderm und der Muskelschicht seine Lage hat (Gebr. Hertwig). Dieser Theil des Nervensystems stellt ein *Darmnervensystem* vor.

Die Thatsache des Zusammenhanges der Muskelfibrillen mit ectodermalen Zellen, aus denen sie hervorgingen, lässt die Frage aufwerfen, ob jene Formelemente nicht

zugleich *motorische* Nervenzellen vorstellen. Dafür besteht noch eine fernere Begründung durch ein anderes Factum, nämlich das Fehlen jedes anderen directen Zusammenhanges mit dem Nervensystem. Die in der Nervenschicht vorkommenden Zellen würden dann *sensiblen* Nervenzellen entsprechen. Die Umwandlung der Muskelfibrillen in kernführende Fasern könnte gleichfalls nur von jenen epithelialen Zellen aus erfolgt sein. Das gesammte Verhalten wäre dann so aufzufassen, dass die Sonderung des sensiblen Apparates den Anfang machte mit der Bildung der Nervenschicht, während die motorischen Nervenzellen noch als epitheliale Elemente erschienen, denen erst später ein Eintritt in das Nervensystem zukäme. Sie vereinigten noch Functionen in sich, mit deren Trennung sie motorische Zellen bildeten. Dabei ist auf den Zusammenhang der Zelle mit der contractilen Faser das größte Gewicht zu legen, da darin ein durch das ganze Thierreich bestehender Zustand sich ausspricht.

§ 193.

Bei den Bilaterien äußert sich der Fortschritt in der Gestaltung des Nervensystems in zwei einander wechselseitig bedingenden Momenten. Ein die centralen Formelemente (Nervenzellen) umfassender Bestandtheil stellt ein besonderes *Centralorgan* vor, welches man als *Gehirn* bezeichnet, und davon gehen Nervenbahnen in größtentheils regelmäßiger Anordnung aus, das *peripherische Nervensystem.* Wir treffen sie zuerst bei den niederen Würmern, deren Gesammtorganismus angepasst, in systematischer Disposition, und in den relativ einfachsten Befunden unter den *Platyhelminthen.* Diese Einrichtungen sind an die niederen Zustände geknüpft und beruhen in Centralisation der Nervenzellen, wonach die übrigen Strecken des Nervensystems als periphere Bahnen sich verhalten. Jene Centralisirung steht aber mit der Lage von Sinnesorganen im Zusammenhang und findet dorsal am Vordertheil des Körpers statt, wo jene Organe ihre bedeutendste Ausbildung besitzen. So wird *die Lage des Centralnervensystems bedingt* durch Sinnesorgane, deren Entstehung selbst wieder eine von der vorderen Körperregion abhängige ist (vergl. auch § 30).

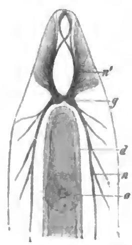
Den ectodermalen Zusammenhang bewahrt das centrale Nervensystem bei Würmern in verschiedener Art, bei manchen Abtheilungen zeigt sich die Trennung vom Mutterboden in stufenweiser Ausbildung, wie z. B. bei *Nemertinen.* Hier liegt das Gehirn bald noch im Ectoderm, bald unter demselben, und ist im letzteren Falle in die Muskulatur eingebettet, oder unter dieser an der Innenseite der Körperwand. Bei den *Platyhelminthen* scheinen die letztgenannten Zustände die herrschenden zu sein. Seine Abgrenzung zeigt sich gleichfalls stufenweise, mit Zuständen beginnend, in denen sie erst angedeutet ist. In der Form walten differente Verhältnisse, die aber doch einander nicht fremd sind. Am verbreitetsten bestehen zwei Nervenzellenmassen (Gehirnganglien), welche bald unmittelbar an einander liegen, bald durch eine Quercommissur mit einander verbunden sind (*Platyhelminthen*). In Ringform erscheint der centrale Apparat bei *Nemathelminthen* mit vorwiegend dorsal und ventral vertheilten Nervenzellen, und hier wieder bei Nematoden, indess die Gordiaceen ihn mehr gleichartig besitzen. Ein mehrfache Ganglien führendes ringartiges Geflecht stellt bei Cestoden (in der Skolexform) das Gehirn

vor. Die Ganglien bieten eine regelmäßige Anordnung. Eine Sonderung aus dem Centralnervensystem besteht bei Nemertinen, indem vorn die zu einem bilateral angeordneten Riechorgan tretenden Nerven an diesem in eine aus Nervenzellen gebildete Masse übergehen.

Die von dem Centralorgan ausgehenden Nerven verbreiten sich im Körper als peripherisches Nervensystem. Man hat dieses aus einer der bei Cölenteraten (Anthozoen) vorhandenen ähnlichen mehr diffusen Nervenschicht gesondert sich vorzustellen, derart, dass aus jener erst eine plexusartige Anordnung der Nervenbahnen entstand. Aus diesen gingen durch Ausbildung einzelner Strecken bestimmte Stämmchen hervor, die zum Centralorgan führen, resp. davon ausgehen. Damit ist die vorher diffuse Nervenschicht in bestimmte Bahnen übergegangen, von deren stärkeren Stämmen die fernere peripherische Verbreitung vermittelt wird.

Die *Platyhelminthen* zeigen noch manchmal in dem Vorkommen von Nervenzellen in den Stämmen den indifferenten auf einen allgemeinen Plexus deutenden Zustand.

Fig. 441.



Vorderer Theil des Körpers von Mesostomum Ehrenbergii. *g* Gehirnganglien. *n* Seitennerven. *n'* Nerven zum Vorderende des Körpers. *d* Darm. *o* Mund, von einem Saugnapf umgeben. (Nach L. Graff.)

Die vom Gehirn ausgehenden Nervenstämmchen verlaufen ursprünglich nach allen Richtungen. Meist jedoch scheiden sie sich nach ihrem Verlaufe. Nach vorn treten vorzüglich jene für Sinnesorgane ab (Fig. 441 *n'*). Nach hinten sind bedeutendere Strecken zu versorgen, daher hier stärkere Stämmchen vorkommen. Zwei solcher kommen bei den *Rhabdocölen* vor (Fig. 441 *n*). Zu diesen lateral verlaufenden Stämmchen kommen bei *Dendrocölen* noch zwei ventrale und zwei dorsale Längsnerven. Alle nehmen gegen das Gehirn an Umfang zu, erscheinen nicht selten wie directe Fortsetzungen desselben. Den *Trematoden* kommen ebenfalls sechs Längsstämme zu, aber in anderer Anordnung, indem zwei dorsale und vier ventrale, zwei davon mehr medial gelagert, nach hinten verlaufen. Sie stehen alle durch regelmäßig angeordnete Quercommissuren unter einander in Verbindung, wie solche mehr vereinzelt auch bei manchen Rhabdocölen bestehen. Solche Quercommissuren sind als Sonderungen aus dem Nervenplexus zu verstehen, in welchen die Längsstämme sich auflösten (Dendrocölen).

Auch bei den *Nemathelminthen* sind Längsstämme ausgebildet, ein dorsaler und ein ventraler sind durch unregelmäßige Quercommissuren im Zusammenhang (Nematoden), oder es ist nur ein ventraler vorhanden (Gordiaceen). Die bedeutendste Ausbildung des peripheren Nervensystems tritt bei den *Nemertinen* auf. Zwei starke seitliche Stämme sind unter sich durch regelmäßig sich folgende Queranastomosen im Zusammenhang und entsenden eben solche Querstämme zu einem dorsalen Längsstamme, in welchen vorn zwei vom Gehirn aus den »Rüssel« umgreifende Stämme sich vereinigen.

An dem Querstämmchen geben sich in der Regel noch Andeutungen einer Plexusbildung zu erkennen, und dass die paarigen Nervenstämme den ventralen der Plattwürmer entsprechen, tritt nicht selten aus deren medialer Näherung hervor.

Allen vorgeführten Formen ist die *dorsale Entfaltung des Gehirns gemeinsam*, dessen Beziehungen zu den am vorderen Körpertheil entfalteten *Sinnesorganen* jene Lage mehr bestimmen, als dieses durch die Lage der Mundöffnung geschieht. Das lehren besonders die Turbellarien, bei denen der Mund in weiter Entfernung vom vorderen Körpertheil sich finden kann. Aus jener Lage des Gehirns geht die Ausbildung der hinteren Längsstämme hervor, die auf zwei sich reduciren können, sogar auf einen. Die Umschließung des bald als Oesophagus, bald als Pharynx bezeichneten Eingangs zum Darm, durch einen Nervenring, scheint weniger vom Gehirn als von den aus diesem entspringenden Längsstämmen auszugehen, so dass ein »*Schlundring*« keine primitive Einrichtung vorstellt. Dass dabei aber die zu Quercommissuren führende primitive Plexusbildung eine Rolle spielt, kann nicht in Abrede gestellt werden.

In vielen kleineren, den Würmern zugerechneten Abtheilungen zeigt das Nervensystem mit bedeutenden Verschiedenheiten doch mit jenen anderen eng zusammenhängende Befunde. Bei Rotatorien ist eine über dem Munde liegende Nervenmasse als Gehirn entfaltet, von welchem außer anderen Nerven in manchen Fällen auch zwei Längsstämme ausgehen und durch den Körper sich erstrecken. Auch bei den Bryozoen kommt dem Gehirn eine ähnliche Lage zu. Bei Brachiopoden besteht ein Schlundring, dessen obere, einem Gehirn entsprechende Masse, entsprechend dem Mangel von höheren Sinnesorganen an dem ursprünglichen Vordertheile des Körpers, wenig voluminös ist, die untere, bedeutendere Nervenmasse sendet wieder zwei reich sich verzweigende Nervenstämme ab. Die Chätognathen besitzen im Kopftheile des Körpers das zahlreiche Nerven entsendende Gehirn, von welchem wieder zwei Seitenstämme ventralwärts weit nach hinten ziehen. Sie begeben sich zu einem das Gehirn an Volum übertreffenden Ganglion, von wo aus ein fernerer Verlauf von zwei Längsstämmen gegen das Körperende erfolgt.

Mit der hochgradigen Ausbildung der übrigen Organisation steht das Nervensystem der Enteropneusten in lebhaftem Contraste. Es hat sich nicht nur nicht aus dem Ectoderm gelöst und liegt fast mit allen seinen Theilen in der Tiefe des Körperepithels, sondern erscheint hier auch in einem über den Körper verbreiteten Geflecht oder einem Nervenfasernetz, welches Ganglienzellen, darunter solche von bedeutendem Umfange, führt. In dem Netze sind an einzelnen Strecken Stämme gesondert, welche theils in der Medianebene dorsal und ventral ziehen, theils als »Kragenmark« an dem Übergange des sogenannten Kragens in den Rumpf zwischen jenen eine Verbindung herstellen. Die complicirte Structur dieses zumeist im Cölom liegenden Theiles hat in ihm die Bedeutung eines Centralorgans sehen lassen. Jedenfalls ist die gesammte Einrichtung dieses Nervensystems sehr frühzeitig von dem anderer Formen sehr weit entfernt, ohne dass es bis jetzt möglich wäre, andere Anknüpfungen als mit dem primitivsten Zustande wahrzunehmen.

Auch für die *Echinodermen* gilt der Mangel eines Anschlusses. Am oralen Körperpol oberflächlicher oder tiefer gelegene Nervenringe, die unter sich keine Verbindung besitzen, entsenden theils in ihre Umgebung, theils auch an die radialen Antimeren des Körpers Nerven ab, die in manchen Fällen die Bedeutung von Centralorganen besitzen. Dazu kommt noch ein aborales Nervensystem in einer

Abtheilung zu bedeutender Ausbildung (Crinoiden). In dem besonderen Verhalten liegen für die Gesammteinrichtung sehr bedeutende Verschiedenheiten vor, auf die, wie auf alles Specielle, auch nur annähernd einzugehen mein Zweck mir verbietet. Nur das sei erwähnt, dass auch bei den Echinodermen manche Strecken des Nervensystems noch ihren Epithelverband besitzen, aus welchem ein allmähliches Freiwerden durch die Vergleichung derselben Nerven in den einzelnen Abtheilungen zu constatiren ist. Die weite Entfernung der letzteren von ihrem ersten Zustande, der höchstwahrscheinlich einer bilateralen Form angehörte, macht es begreiflich, wie auf dem Wege der Gewinnung einer radiären Körperform auch im Nervensysteme sich Veränderungen vollzogen, welche schließlich zu den bestehenden Besonderheiten geführt haben.

Ausbildung ventraler Längsstämme und ihre Veränderungen.

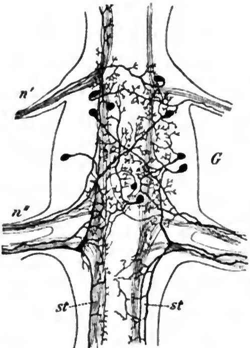
§ 194.

Eine neue Organisation des Nervensystems, die an jene der Nemertinen anknüpft, aber auch bei manchen anderen niederen Abtheilungen Ansätze zum Beginne zeigt, kommt durch die *Ausbildung der ventralen Längsstämme* und die durch in ihnen vertheilte Centralorgane (Ganglien) ausgesprochene *Metamerie* zu Stande, woraus eine »Bauchganglienkette« entsteht. Es ist darin eine Sonderung des ventralen Abschnittes des primitiven Plexus ausgesprochen, wie durch die Queranastomosen bestätigt wird, und nicht eine Entstehung aus zwei nur periphere Bahnen darstellenden Längsstämmen. Diese *ventrale Ausbildung* eines bedeutenden Theiles des Nervensystems steht im Zusammenhang *mit der gleichfalls ventralen Sonderung der Körpermuskulatur.* Diese Einrichtung erscheint bei den *Annulaten* unter den Würmern und herrscht durch den *Arthropodenstamm*. Das *Gehirn*, als oberes Schlundganglienpaar in bestimmter Lage verharrend, hat dabei jene Bedeutung nicht eingebüßt. Von ihm gehen außer Nerven für Mundtheile stets Nerven für Sinnesorgane, vor Allem die Sehorgane, aus, und nach Maßgabe von deren Entfaltung erscheint sein Volum different. Bei augenlosen Formen kann es nur durch eine den Schlund dorsal umfassende Quercommissur vertreten sein. Indem vom Gehirn aus eine Fortsetzung zu den Bauchsträngen zieht, wird der Schlund von einem im ersten Ganglion seinen Abschluss findenden Ring umfasst (Schlundring).

Die an den Bauchsträngen die Kettenform ausdrückenden Ganglien entsprechen der Körpermetamerie und erscheinen als eine mit letzterer zusammenhängende Einrichtung, die damit die Bedeutung eines zweiten Centralapparates des Nervensystems erlangt (*Bauchmark*). Die Metamerie herrscht an diesem, auch wenn sie nicht immer äußerlich zum Ausdruck kommt, wie unter den Anneliden (Scoleinen und Hirudineen). In den Ganglien bestehen Verbindungen der beiderseitigen, welche je nach dem Verhalten der Längsstränge von verschiedener Ausdehnung sind, auch zu zweien für jedes Metamer vorkommen können. An diesen Verbindungen sind wesentlich Nervenfasern betheiligt, welche auf der einen Seite von Ganglienzellen entspringend nach der anderen Seite gelangen, um von hier in periphere Bahnen überzugehen (vergl. Fig. 442). Wie die beiderseitigen Gan-

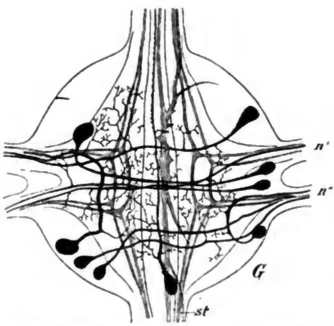
glien unter einander verschmelzen können, so dass sie völlig einheitlich erscheinen (Fig. 443), so ist auch aus den aus den Längssträngen entstandenen Längscommissuren der Ganglien eine Einheitlichkeit ausgebildet, die bald nur äußerlich erscheint (z. B. bei Scoleinen), bald auch in der feineren Structur vorhanden ist (Fig. 443), und die Selbständigkeit der beiderseitigen longitudinalen darstellt (Fig. 443 *st, st*). Im Gegensatz hierzu trifft sich bei Chätopoden sehr häufig ein Auseinandertreten der beiderseitigen Längsbahnen und in Folge dessen eine Verlängerung der Quercommissuren, so dass damit auch die Ganglien von einander getrennt sind, und dieser Zustand ist bald nur auf Strecken des Bauchmarkes ausgebildet, bald waltet er in der ganzen Länge desselben unter Abnahme in terminaler Richtung. In der Mannigfaltigkeit der Erscheinungen spielt auch die Verkürzung der Längsbahnen eine bedeutende Rolle, wobei die Ganglien in jener Richtung einander genähert werden, so dass größere, nur durch den Abgang der peripherischen Nerven als Concrescenzen sich erweisende Abschnitte entstehen. Nicht selten besteht ein solcher an der ersten Strecke des Bauchmarkes.

Fig. 442.



Ganglion des Bauchstranges von Lumbricus. Bezeichnung wie unten. (Nach RETZIUS.)

Fig. 443.



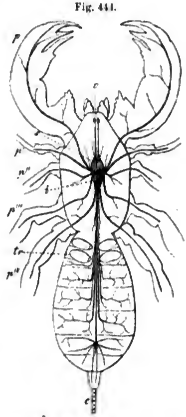
Ein Ganglion des Bauchstranges von Aulacostomum Gulo, von der Dorsalseite. *G* Ganglion. *st* Bauchstrang. *n'*, *n''* Nerven. (Nach RETZIUS.)

Die Disposition der Formbestandtheile lässt im Großen und Ganzen die Nervenzellen wie am Gehirn, so auch am Bauchmark an der Oberfläche vertheilt sein, wenn auch im Inneren solche Elemente vorkommen (Figg. 442, 443). Bei Verkürzung der Längsbahnen des Bauchmarkes erhält dasselbe dann eine *continuirliche Schicht* von jenen Formelementen an seiner Peripherie.

Alle diese bei Ringelwürmern bestehenden Verhältnisse des Nervensystems

wiederholen sich bei den Arthropoden, auch mit den Complicationen des Apparates, aber in den einzelnen Abtheilungen ergiebt sich nicht nur eine bedeutende Divergenz, sondern auch die Erreichung höherer Stufen. Wir erkennen das sofort am Gehirn. Sind hier schon, besonders bei chätopoden Würmern, die einfachen Formen complicirteren, auf größere Ausbildung bestimmter Abschnitte sich gründenden gewichen, so wird solches noch vielmehr bei Arthropoden erkannt. Größere oder kleinere lappenartige Abschnitte treten an der Oberfläche vor. Die Ausbildung der Sehorgane steht auch hier damit im Zusammenhang und lässt den Sehnerven abgebende Ganglia optica, welche auch direct dem Sehorgan angeschlossen sind, allgemeiner als gesonderte Bildungen erscheinen. Ebenso aber drückt sich die Reduction jener Organe auch am Gehirn aus. Die Bauchganglienkette zeigt sich in den niederen Formen aller Abtheilungen in ziemlicher Gleichartigkeit, so unter den *Crustaceen* bei Phyllopoden, Isopoden, unter den Tracheaten bei Peripatus, bei welchem die beiden seitlichen Stränge, weit von einander abstehend, durch sehr lange Quercommissuren verbunden sind. Die Ganglien-sonderung erhält sich auf tieferer Stufe. Auch den Myriapoden kommt mit enger geschlossener Kette eine ziemliche Gleichartigkeit der Abschnitte zu, die sich in den Larvenformen der Insecten wiederholt.

Fig. 441.



Nervensystem von Thelyphonus caudatus. *s* Gehirnganglion. *i* Bauchganglion. *o* Augen. *p* Palpen. p'—p^{IV} Füße. *tr* Lungen. *c* schwanzartiger Körperanhang. (Nach BLANCHARD.)

Zwei Vorgänge lösen diese Gleichmäßigkeit, nämlich die Erhaltung und Ausbildung der Gliedmaßen an einem Theile des Körpers, während sie an einem anderen in Reduction oder völlig geschwunden sind, und dann die wiederum von den Gliedmaßen in Abhängigkeit stehende Ausbildung einzelner Körpermetameren oder die Concrescenz von solchen zu größeren einheitlichen Abschnitten. So trifft sich unter den Crustaceen bei macruren Decapoden das erste Ganglion des Bauchmarks aus sechs verschmolzenen, die Mundgliedmaßen versorgenden Ganglien entstanden, die bei niederen Crustaceen noch in discretem Zustande bestehen und bei Brachyuren kommt es zu einer völligen Concrescenz der Ganglien des gesammten Bauchmarks zu einem einzigen großen Ganglion. Unter den *Arachniden* liefert der Verschmelzungsprocess gleichfalls sehr mannigfaltige Producte, und wie schon bei einem Theile der Crustaceen durch die verschiedene Mächtigkeit der Ganglien ein cephalothoracaler und ein abdominaler Abschnitt am Bauchmark unterscheidbar waren, so tritt bei den Scorpionen ein solcher auf, aber der erste ist immer einheitlich geworden und hat bei den Solpugen auch die abdominalen Ganglien aufgenommen, bis auf ein letztes, welches, wohl wiederum einigen Ganglien entsprechend, mit einer sehr

langen Längscommissur mit dem großen vorderen centralisirten Abschnitte des Bauchmarkes in Zusammenhang steht. Noch vollständiger hat sich die Zusammenziehung des Bauchmarkes bei den Araneen und Acarinen vollzogen, und bei allen Arachniden kommt zugleich ein enger Anschluss des Bauchmarkes an das Gehirn zu Stande.

Derselbe Process der Verschmelzung von Ganglien des Bauchmarkes tritt bei den Insecten auf. Ein erstes Ganglion bleibt dem Kopf zugetheilt. Da es die aus ursprünglichen Gliedmaßen entstandenen Mundtheile versorgt, wird ihm gleichfalls nur eine Concrescenz mehrerer Ganglien zu Grunde liegen, wenn auch die Ontogenese nichts mehr davon bekundet. Das übrige Bauchmark bietet die mannigfaltigsten Combinationen seiner in einer den Metameren des Rumpfes entsprechenden Minderzahl (10) sich darstellenden Ganglien. Selbst bei einander sehr nahestehenden Gattungen sind verschiedene Combinationen vorhanden. Nur das »untere Schlundganglion« gelangt, der Freiheit des Kopfes entsprechend, nie in Verschmelzung mit den folgenden, an denen im Allgemeinen eine Concentrirung nach dem Thorax sich ausspricht.

Die Mannigfaltigkeit in der Formerscheinung im Bereiche des Nervensystems der annulaten Würmer und der Arthropoden wird außer der Ausbildung und Rückbildung vorzüglich durch das Verhalten des Bauchmarkes beherrscht, indem sich an diesem nicht bloß ein Wechsel der Gruppirung der Ganglien, sondern auch eine successive Concrescenz derselben bekundet. In allen Abtheilungen — abgesehen von den degenerirten — beginnt das Bauchmark als gegliederter Strang und entspricht der Körpermetamerie, von welcher es nach und nach emancipirt wird, und zu einem mehr einheitlichen Zustand gelangt.

Der ectodermale Ursprung des Nervensystems giebt sich vielfach auch durch seine *Lage* zu erkennen. Bei den Arthropoden und bei annulaten Würmern nimmt das Bauchmark seine Lage innerhalb der Muskulatur und ist dadurch entfernt vom Integument. Aber das Gehirn bietet bei vielen Würmern noch einen Anschluss an die Epidermis, und auch am Bauchmark ist ein solcher am letzten Metamer gewahrt (Chätopoden). Der alte Zustand giebt so durch seine locale Ausdauer bei sonst weit vom Primitiven entfernten Organisationen ein Zeugnis für den langsamen und stetigen Gang der Umgestaltungsprocesse.

Wie schon bemerkt, erscheint am Gehirn und an den Ganglien des Bauchmarks eine Vertheilung der gangliösen Formelemente an der Oberfläche als allgemeine Einrichtung. Am Gehirn entspringen daraus unzählige Complicationen, auf welche einzugehen nicht meine Absicht ist. Aber für das Bauchmark bedarf es der Betonung, dass die Ganglienzellen stets eine periphere Lage besitzen und sogar in continuirlicher Ausdehnung (z. B. bei Würmern) in der Länge der Stränge vorkommen können. Den leitenden Bahnen (Fig. 443 *st*) wird dabei eine mehr axiale Lage angewiesen, und dieses bildet einen Grundcharakter für das sogenannte Bauchmark. Von den Bahnen in letzterem ist das Vorkommen sogenannter »*colossaler Nervenröhren*« hervorzuheben, welche bei Annulaten beobachtet sind. Sie erstrecken sich vom unteren Schlundganglion bis zum Ende des Bauchmarks und gehen aus entsprechend großen Ganglienzellen hervor, die hin und wieder in den Ganglien des Bauchstranges sich finden. Ihre Lage ist nach der dorsalen Seite des letzteren. Ihr Inhalt scheint bei manchen Annulaten nur eine Zeitlang sich zu erhalten, um später zu schwinden, so dass dann

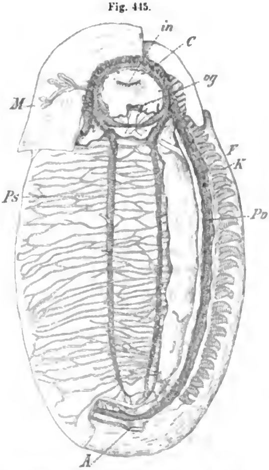
nur die Hüllen sich erhalten und als ein Stützapparat des Nervensystems aufgefasst werden (Neurochordalstränge). Ähnliche Gebilde kommen auch dem Bauchmark von Crustaceen zu (Thoracostraca).

Ventrale und dorsale Längsstämme und ihre Umgestaltungen.

§ 195.

Wiederum mit der durch unter einander verbundene Längsstämme charakterisirten Einrichtung des Nervensystems, wie wir es oben betrachteten, steht jenes der Mollusken im Zusammenhang. Die niederen Abtheilungen derselben zeigen diesen Anschluss, welchem die höheren sich völlig entfremden. Die Längsstämme sind bei den *Placophoren* in ihrem primitivsten Zustande, sie gehen von einem dorsal quer über den Schlund gelagerten Strange aus, welcher im *Gehirn* (Fig. 445 *C*) zwar repräsentirt, aber nicht als solcher gesondert ist, wie er sich denn mit den von ihm ausgehenden gleichfalls centrale Elemente führenden Stämmen in continuirlichem Übergange befindet. Der Mangel ausgebildeter höherer Sinnesorgane erklärt diese Indifferenz. Von den Längsstämmen sind zwei ventrale einander genähert (Pedalstränge, *Ps*) und durch eine Quercommissur unter einander verbunden (Pedalcommissur), nach welcher noch zahlreiche schwächere Verbindungszüge in plexusartigem Verhalten die Pedalstränge unter sich in Verbindung bringen. Seitlich gehen von den Pedalsträngen zahlreiche Nerven zu der Leibeswand, vorzüglich zu dem Fuße. Lateral vom Abgange der Pedalstränge geht aus dem cerebralen Halbringe fortgesetzt der *Pleurovisceralstrang* (*Pv*), der am hinteren Körperende in den anderseitigen übergeht, und hier an manche innere Organe sich verzweigt, während bis dahin vorzüglich Mantel und Kiemen versorgt werden. Das vereinzelte Vorkommen zahlreicher Verbindungen auch zwischen Pedal- und Pleurovisceralsträngen ist als ein Rest eines alten Zustandes anzusehen, in welchem die Sonderung der Längsstämme aus der gemeinsamen Plexusbildung entstand.

Fig. 445.



Nervensystem von **Chiton**. *M* Mantel (großentheils entfernt). *F* Fuß. *K* Kiemen. *in* Mund. *A* After. *vg* Visceralganglion. *C* Gehirn. *Ps* Pedalstrang. *Pv* Pleurovisceralstrang. (Nach B. HALLER.)

Ähnliche Verhältnisse bieten die *Solenogastres*, bei denen nicht nur das Gehirn mehr specialisirt, sondern auch sonst noch Ganglien hervortreten, obwohl die

Längsstränge noch eine gangliöse Beschaffenheit darbieten. Am Beginne des Pedalstranges besteht ein solches Ganglion (Pedalganglion) und am Ende der Pleurovisceralstränge kommen im Verlaufe derselben mehrere Ganglien vor. Außer Commissuren zwischen den Pedalsträngen bestehen auch solche zwischen letzteren und an Pleurovisceralsträngen, wie auch diese wieder bogenförmig unter einander verbunden sind.

Aus diesen noch den primitiven Typus offenbarenden Einrichtungen sind die beim ersten Blicke bedeutend veränderten der *Gastropoden* ableitbar. Der durch Gehirn und dessen Verbindung mit Pedalganglien dargestellte Schlundring bildet eine allgemeine Einrichtung. Am Gehirn erweist sich in der Regel eine Sonderung in zwei Ganglienmassen. In den Pedalganglien liegen aber die Pedalstränge selbst sammt ihren Commissuren in zusammengezogenem Zustande vor, der bei den niederen *Prosobranchiaten* noch nicht beendigt ist. Diese besitzen noch das strickleiterartige Pedalnervensystem in mancherlei Reductionszuständen. Allgemeiner ist der Pleurovisceralstrang verschwunden, resp. in neue Theile aufgelöst. Einer davon hat an seiner Abgangsstelle am Schlundring ein Ganglion (Pleuralganglion) entstehen lassen, welches mittels einer pleurocerebralen und einer pleuropedalen Commissur mit den betreffenden Schlundringganglien in Verbindung bleibt und einen dünnen Verbindungsstrang zu den aus dem hinteren Abschnitte des Pleurovisceralstranges entstandenen Ganglien entsendet. Letztere sind ein unpaares Visceralganglion und jederseits ein Parietalganglion. Der Pleurovisceralstrang war dadurch auf seiner ferneren Strecke in die Pleuroparietalverbindung, das Parietalganglion, die Parietovisceralverbindung nnd endlich das Visceralganglion zerlegt.

Durch einen mit der Ausbildung eines Gehäuses verknüpften Umgestaltungsprocess am Körper vollzieht sich eine bedeutsame Lageveränderung eines ganzen Organcomplexes, welche auch am Nervensystem, vorzüglich durch eine Kreuzung der Pleuroparietalcommissuren und Lageveränderung der hinteren Ganglien, sich ausspricht (Chiastoneurie). Diese aus Anpassungen vielerlei Art erworbene Asymmetrie des Nervensystems kommt bei den *Opisthobranchiaten* nicht zu Stande, dagegen macht sich eine Concentrirung der dort zerstreuten Ganglien am Schlundringe, bald an den Cerebral- bald an den Pedalganglien, geltend, und in anderer Art wird dieses auch bei *Pulmonaten* ausgeführt.

Den *Lamellibranchiaten* kommt in der Trennung der hauptsächlichsten Ganglien ein auch in seinem symmetrischen Verhalten relativ einfacheres Nervensystem zu, an welchem Cerebral-, Pedal- und Visceralganglien durch Commissuren verbunden unterscheidbar sind. Die Pleuralganglien sind fast allgemein den Cerebralganglien vereinigt, und mit den Visceralganglien sind die Parietalganglien zu einem großen Ganglion verbunden, welches auch als Branchialganglion bezeichnet ward.

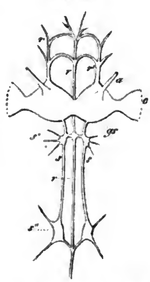
In weiterer Entfernung vom Ausgangspunkte verhalten sich die *Cephalopoden*. Das Gehirn bewahrt seine Lage dorsal vom Oesophagus bei den Tetrabranchiaten in Halbringform, bei den Dibranchiaten massiver sich gestaltend, in beiden

Abtheilungen mit den ventral befindlichen Ganglienmassen ohne äußerlich erkennbare Commissuren im Zusammenhang. Pedalganglienmasse und Pleurovisceralganglien, bei Nautilus als Halbbogen noch strangartig, befinden sich in einem ähnlichen Verhalten. Zu diesen Hauptbestandtheilen der den Oesophagus umfassenden Ganglienmasse treten noch andere periphere Theile, als Besonderheiten der Cephalopoden.

Der Weg, den die Ausbildung des Nervensystems der Mollusken nimmt, ist bei aller Ähnlichkeit der niederen Zustände mit jenen von Annulaten oder noch niederer stehenden doch ein wesentlich verschiedener, indem die Concentrirung an verschiedenen Punkten einsetzt. So kommt es zu einer Mehrzahl von verschiedenen Regionen angehörigen Ganglien, welche allmählich dem ursprünglichsten, dem Gehirn, sich angliedern oder in dessen Nachbarschaft ventral zum Anschlusse gelangen. Dieser Process ist ein viel mehr complicirter, als jener bei Arthropoden, bei denen er nur ventral sich abspielt, am Bauchmark. Aber dadurch kommt letzterem eine höhere Bedeutung zu, als den ihm im Allgemeinen entsprechenden Pedalsträngen oder den Pedalganglien der Mollusken.

In den abgehandelten Thierstämmen ist eines *Eingeweidenervensystems* nur in dessen Beginne gedacht worden, als vom Entoderm aus gebildete Schicht mit plexusartiger Anordnung der Züge. Bestimmte Sonderungen treten bei Würmern auf. Bei Annulaten erscheinen dem *Vorderdarm* zugetheilte Nervenbahnen, welche mit Ganglienbildungen zusammenhängen und vom Gehirn oder dessen Commissuren mit dem Bauchmark ausgehen. Man unterscheidet sie in vordere und in hintere mit verschiedenen Namen. Die Hauptsache ist, dass vom Gehirn aus ein Theil des Darmes innervirt wird. Am entodermalen Mitteldarm sind gleichfalls Nerven in Geflechtanordnung bekannt, auch Ganglienzellen, die darin vorkommen. Ob diese mit den Nerven des Vorderdarmes in Zusammenhang stehen, vielleicht davon ausgehen, ist unsicher. Dagegen erscheinen bei den Arthropoden bestimmtere Zustände, die von jenen ableitbar sind.

Fig. 446.



Oberes Schlundganglion nebst Eingeweidenervensystem von Bombyx Mori. *gs* oberes Schlundganglion (Gehirn). *a* Fühlernerv. *o* Sehnerv. *r* unpaarer Stamm des Eingeweidenervensystems. *r'* dessen Wurzeln aus dem oberen Schlundganglion. *s* paariger Nerv mit seinen Ganglienanschwellungen *s'*, *s''*. (Nach BRANDT.)

Bei Crustaceen (Astacus) kommt von den Schlundcommissuren jederseits ein gegen den Mund verlaufender Nerv, welcher seitlich am Oesophagus zu dem Magen sich begiebt, um hier mit dem anderseitigen ein Ganglion zu bilden, aus welchem nach hinten ein unpaarer Nerv (an den Mitteldarm, auch an die Leber) sich fortsetzt. Mit diesem paarig entspringenden Theile verbindet sich auch ein unpaares Stämmchen, welches direct vom Gehirn kommt. Das Bauchmark scheint nur mit seinem letzten Ganglion an Versorgung des Darmes betheiligt.

Bei den Myriapoden und Insecten ist die Scheidung des Eingeweidenervensystems in mehrere Abschnitte allgemeiner erkannt. Der eine bildet das sogenannte paarige System (Fig. 446 *r'*), welches aus zwei vom Gehirnganglion nach hinten zur Seite des Oesophagus verlaufenden

Stämmchen besteht, durch die jederseits eine einfache Ganglienkette (s, s) gebildet wird. Die Zahl dieser Ganglien wechselt, und wegen ihrer plexusartigen Verbindung mit dem unpaarigen System ist es oft schwer zu entscheiden, welche davon dem einen oder dem anderen System angehören. Das unpaarige System (r, r') hat seinen Ursprung in einem vor dem Gehirn liegenden, mit diesem in ein- oder mehrfacher Verbindung stehenden Ganglion. Von demselben verläuft ein stärkerer Nerv (N. recurrens, r) rückwärts über den Oesophagus bis zum Magen herab und bildet mit den Zweigen des paarigen Abschnittes ein Geflecht, aus dem die benachbarten Theile des Verdauungsapparates versorgt werden.

Den *Mollusken* kommt gleichfalls ein vom Gehirn ausgehendes System von Nerven mit Ganglien zu, welche sich an Theilen des Vorderdarmes vertheilen. Schon die Placophoren bieten mehrere solcher mit dem Schlundringe zusammenhängender Ganglienpaare (Fig. 445 *rg*). Ein Paar meist am Beginne des Oesophagus oder seitlich am sogenannten Pharynx gelagerter, durch eine ventrale Commissur verbundener »Buccalganglien« gehören zu den verbreiteten Einrichtungen der Gastropoden und Cephalopoden und können auch vermehrt vorkommen. Bei Cephalopoden entsteht aus diesen ein zum Magen verlaufender und hier in ein Ganglion übergehender Nerv. Der größte Theil des Darmes nebst Leber bildet das Innervationsgebiet dieser Ganglien.

In diesen verschiedenen Befunden ist als gemeinsam anzuerkennen, *dass das Darmnervensystem vom ursprünglichsten Nervencentrum seinen Ausgang hat und bei den Würmern und Arthropoden in den Grundzügen auch mit jenem der Mollusken übereinkommt. Die Metamerie des Körpers erscheint bis jetzt in geringerem Antheil daran.* Denn hinsichtlich des Abganges von Darmnerven aus dem Bauchmark (bei Arachniden) bestehen nur unsichere Angaben.

Dorsales Nervensystem.

§ 196.

In den beiden vorhergehenden Paragraphen wurden zweierlei divergente Zustände des Nervensystems demonstrirt, davon der eine zur Entstehung einer ventralen Ganglienkette (Bauchmark) führte, der andere, von Längsstämmen ausgehende, diese in discrete Ganglien sich zerlegen ließ, welche zu einer Vereinigung mit dem Gehirn tendirten. In beiden bestand ein morphologischer Gegensatz zwischen dem Gehirn und anderen größtentheils ventralen Nervencentren.

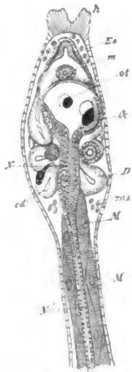
Eine dritte Form knüpft an niedere Würmer an, an solche, bei welchen das Centralnervensystem einheitlich in dorsaler Lage entsteht, und in dieser erhalten bleibt, ohne dass bedeutende Massen sich von ihm trennen. Diesen Befunden begegnen wir bei den Tunicaten.

In dieser kleinen, aber in ihren einzelnen Formengruppen sehr divergirend sich verhaltenden Abtheilung bildet das centrale Nervensystem eine dorsale Ganglienmasse, welche sowohl mit Sinnesorganen in engem Zusammenhang steht, als auch die peripherischen Nerven entsendet. In der Abtheilung der *Ascidien* ergeben sich für die mit einem Schwanze versehenen Larvenzustände bedeutungsvolle Einrichtungen. Die aus dem Ectoderm gebildete erste Anlage (Medullarplatte) senkt sich allmählich in die Tiefe, indem die Nachbarschaft des Blastoderms sich erhebt, besonders hinten, wodurch eine Taschenform hervorgeht. Die

nach vorn sich weit öffnende, hinten geschlossene Tasche erstreckt sich immer weiter nach hinten, indess ihre äußere Öffnung sich verengt, und als *Neuroporus* weiter besteht. Dieser Vorgang besteht ähnlich auch bei manchen anderen Wirbellosen und drückt eine Ablösung der Anlage aus dem Ectoderm aus, wodurch das Centralnervensystem in eine geschützte Lage geräth, wie andererseits eine größere Menge von Zellmaterial bei ihm in Verwendung kommen kann, als beim Verharren in ectodermaler Lage.

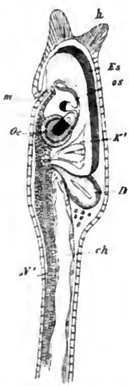
Ein neuer Vorgang tritt mit dem ferneren Auswachsen der Tasche auf, sie wird zu einem Rohre, welches schließlich in dorso-medialer Richtung fortgesetzt ist, dabei stets das Zellmaterial seiner Wände aus dem mit der ersten Einsenkung vom Ectoderm gelieferten Bestande durch Vermehrung desselben zunehmen lässt. Dieses *Medullarrohr* erhält sich an der vorderen Strecke offen, indess es hinten auch als ein solider Strang erscheinen kann. Andere Verhältnisse, wie der bei frühen Stadien sich zeigende Zusammenhang des Medullarrohrs mit dem Entoderm (*Canalis neurentericus*), beruhen auf Cänogenese und müssen hier übergangen werden.

Fig. 447.



Vordertheil einer Ascidienlarve (A. mamillata) mit einem Theile des Schwanzes in dorsaler Ansicht.

Fig. 448.



Dieselbe von der rechten Seite.

h Haftpapillen. *m* Eingang in die Athemhöhle. *Es* Endostyl. *K'* Kiemenspalte. *D* Darm. *ot*, *os* Gehörorgan. *Oc* Auge. *N* Nervencentrum mit der Sinnesblase. *N'* Medullarrohr. *ch* Chorda dorsalis. *M* Muskelzellen. *ed* Enddarm. *ms* Mesenchymzellen. (Nach Kowalevsky.)

Wir haben also in einem ectodermalen Rohr die Anlage des Centralnervensystems, die vom vorderen, andere Organe enthaltenden Körperabschnitte sich in den Schwanz erstreckt, den sie schließlich durchsetzt. Der Neuroporus bildet sich später in eine *Flimmergrube* um, welche, in die Kiemenhöhle gerichtet, ein complicirtes, als Sinnesorgan fungirendes Gebilde entstehen lässt. Das Medullarrohr findet sich zum größten Theile über der Chorda dorsalis (Fig. 448). Nur sein vorderster Abschnitt liegt, zum Theil in eine bedeutende Erweiterung übergegangen, prächordal (Fig. 448). Die Erweiterung enthält an ihm meist die Seh- und Hörorgane, dient also Sinnesorganen, welche in den Binnenraum vorspringen. Vom Hinterende dieser »Sinnesblase« geht eine massivere Strecke des Medullarrohres hervor, die noch die Chorda überlagert, aber bei gleichbleibendem

engem Lumen sich in den schlankeren, in den Schwanz fortgesetzten Medullarrohrabschnitt verjüngt. In diesem Caudalabschnitte wird die Wand des Rohres nur aus einer Schicht fast platter Zellen gebildet.

Dieser Larvenzustand des Nervensystems nimmt mit der Metamorphose eine mehr zusammengezogene Form an, wobei der Caudaltheil mit der Rückbildung des Schwanzes mehr und mehr durch einen peripherischen Nerven vertreten wird.

Den einen Schwanz bewahrenden *Copelaten* kommt eine ähnliche Disposition des Nervensystems zu, an welchem der vordere Abschnitt einzelne Abtheilungen unterscheiden lässt, während den caudalen ein Strang vorstellt, welcher metamer vertheilte Nerven entsendet. Solche sind auch bei Ascidienlarven beobachtet. Die Vergleichung mit den übrigen Wirbellosen ergiebt bei den Tunicaten ein directes Weiterbilden der Anlage des Centralnervensystems. Was bei jenen die Gehirnganglien vorstellt, hat sich in ähnlicher Art weiter über den Körper erstreckt. Es ist aber nicht eine bloße Ausdehnung jener Ganglien, sondern diejenigen centralen Elemente, die bei jenen anderen in die verschiedenen Längsstränge und ihre Abkömmlinge vertheilt sind, finden sich in dem dorsalen Medullarrohr vereinigt. Damit ist bei Tunicaten ein völlig einheitliches Nervencentrum entstanden, welches bei Mollusken und Arthropoden zwar gebildet zu werden versucht, aber nie völlig erreicht wird, da immer ein Theil davon in ventraler Lage beharrt. Dem Gehirn jener vergleichbar ist nur die Sinnesblase der Ascidienlarven mit dem nächsten Abschnitte des Medullarrohres.

Das Bestehen im Wesentlichen gleichartiger Verhältnisse bei Copelaten und bei Ascidienlarven lässt auf eine Übereinstimmung des ursprünglichen Verhaltens aller Tunicaten schließen. Ein dorsales, Sinnesorgane tragendes Centralorgan setzt sich in einen peripheren Nervenstrang fort, welcher phyletisch wohl successive entstanden, ontogenetisch mit dem vorderen Theile gemeinsam angelegt wird.

Vom Nervensystem der Wirbelthiere.

Gewebliche Differenzirungen.

§ 197.

Bei der Unterscheidung centraler und peripherischer Theile des Nervensystems waren schon bei Wirbellosen die Formelemente bestimmend, und bleiben es bei den Wirbelthieren. Die noch den ältesten Zustand bewahrenden Elemente stellen die Nervenzellen, Ganglienzellen, vor, deren Fortsatzbildungen einen anderen Bestandtheil des Nervensystems, Fibrillen, Fasern, repräsentiren. Wie die ersteren nicht ausschließlich den Centralorganen zukommen, sind auch die letzteren nicht die exclusiven Bestandtheile der peripheren Bahnen. Aber beide ergeben sich doch als charakteristisch für jene Eintheilung, in so fern in dem einen die Zellen, in dem anderen die Fasern vorwalten.

Für die Ganglienzellen bestehen allgemein Fortsätze, die aus der ursprünglichen Intercellularstructur entsprungen, wie auch hier den Zusammenhang vermitteln. Sie zeigen mit der bedeutenden Verschiedenheit des Zellvolums außerordentliche Differenzen in ihrem Abgange vom Zellkörper und in der Art ihrer feineren Verzweigung, welche bei fast allen jenen Elementen eine bedeutende Rolle spielt. In Vergleichung mit den Wirbellosen macht sich eine bedeutende Divergenz in der formalen Ausbildung geltend und es treten in der aufsteigenden Reihe successive neue Formen hervor, welche auch functionelle Verschiedenheit bekunden. Bestimmte Regionen der Centralorgane erhalten in jenen Elementen ihre besonderen Apparate. Solche sind bei einiger Ausdehnung durch ihre graue Farbe auch dem bloßen Auge unterscheidbar, als *graue Substanz*.

Von den mit den grauen Massen im Zusammenhang stehenden leitenden Bahnen findet sich ein Theil schon im Centralorgan, bald durch feinste Fibrillen, bald durch gröbere Fasern dargestellt, alle direct oder indirect im Zusammenhang mit den centralen Formelementen. Die feinsten dieser Fibrillen scheinen eine netzartige Anordnung zu besitzen, wie solche auch bei Wirbellosen beschrieben wird. Jedenfalls sind reiche Verzweigungen sicher. An etwas stärkeren Fasern kommt eine feine Längsstreifung zum Ausdruck, und wo solche in Nervenzellen übergehen, resp. vor solchen Fortsätze darstellen, ist auch jene Streifung in diese fortgesetzt.

Solche stärkere Fasern compliciren ihre Structur durch die Umhüllung mit einer Schicht fetthaltiger Substanz — Marksubstanz —, welche aus solchen Fasern gebildete Züge oder Stränge bei auffallendem Lichte weiß erscheinen lässt. Daher gelten als *weiße Substanz* die in den Centralorganen vorkommenden Massen markhaltiger Nervenfasern. Der von der Markscheide umschlossene Theil der Faser, der mit den Fortsätzen der Nervenzellen mehr oder minder übereinkommt, bildet die leitende Bahn (Achsencylinder). Diese Beschaffenheit repräsentirt einen höheren Zustand, welcher erst bei den Gnathostomen auftritt, indem blasse, marklose Fasern in markhaltige sich umwandeln. Acranier und Cyclostomen behalten die niederen Gewebsformen, die der Beschaffenheit bei Wirbellosen sich anschließt. Bei den Gnathostomen wird dieser Zustand während der Ontogenese durchlaufen, aber nicht im Gesammtgebiete des Nervensystems, denn sowohl in den Centralorganen erhalten sich blasse Fasern, als auch in den peripherischen Bahnen, woselbst sie vorwiegend dem Eingeweidenervensystem zugetheilt sind, aber auch in den gewissen Endgebieten von Körpernerven aus markhaltigen hervorgehen.

Die ectodermale Anlage des centralen Nervensystems kommt nicht vollständig zur Sonderung nervöser Bestandtheile in Verwendung. Ein Theil der Zellen lässt einen Stützapparat, die Ependymelemente und die diesem verwandte *Neuroglia*, entstehen, welche dem in anderen Organen vorhandenen Stützgewebe (Bindegewebe) vollständig fremd erscheint. Während letzteres erst später in die Centralorgane einwandert, tritt die Neuroglia mit der ersten Differenzirung der Anlage auf und verhält sich mit ihren Formbestandtheilen auch chemisch vom Bindegewebe verschieden. Formell gehen die Neurogliazellen theils in lange, die Dicke der Cen-

tralorgane radiär durchsetzende Fasern über, theils in ramificirte Elemente der mannigfaltigsten Art, welche zwischen den nervösen Bestandtheilen, dieselben umschließend, verbreitet sind.

Wenn uns die *Nervenfasern* bei ihrem ersten Auftreten als Fortsätze von Nervenzellen erscheinen, wie sie ja in solche thatsächlich übergehen, so mag es fraglich sein, ob für die ganze Länge des peripherischen Weges nur jener erste Zustand waltet. Es ist bei Wirbellosen längst bekannt, dass im Verlaufe von Nerven Zellkerne vorkommen, welche auf eine Betheiligung von Zellen an der Zusammensetzung der Nervenfasern schließen lassen. Auch an den Nervenfasern der Wirbelthiere finden sich solche Verhältnisse auf der peripherischen Wegstrecke, und zwar sowohl an den markhaltigen, wie an den marklosen vor. Bei den ersteren ist die Markscheide der Faser, bei den letzteren der dem Achsencylinder entsprechende Theil direct von einer zarten, kernführenden Membran umgeben (*Neurilemma*). Man hat dieses Neurilemm als eine Zuthat betrachtet, die dem Bindegewebe entstammt. Die Nachweise dafür sind jedoch unsicher, und es ist wahrscheinlicher, dass die Neurilemmkerne Zellen angehörten, welche dem Aufbaue der Faser dienten. Aber wir haben es bei der Faser nicht mit einer einfachen Bahn zu thun, vielmehr setzen sich die Fasern im Achsencylinder wieder aus *Fibrillen* zusammen, welchen schon bei Wirbellosen die wichtigste Rolle für die Leitung zuerkannt ist. Diese Fibrillen, welche aus den Fortsätzen der Nervenzellen hervorgehen, können auch isolirt bestehen; in Bündel vereinigt sind es Fasern, an deren Umschließung dann fremde Formelemente betheiligt sein mögen.

In nicht wenigen Fällen ergiebt sich in den unteren Abtheilungen die Ontogenese von Nervenfasern aus dem Ectoderm, aus Zellfortsätzen, die in tieferer Lage sich zu Nerven constituiren, wobei aus dem Bestehen intercellularer Zusammenhänge jener Elemente eine Continuität der Bahn als etwas von vorn herein Gegebenes sich darstellt.

Vom Nervensystem der Acranier.

A. Verhalten des Centralnervensystems.

§ 198.

Nachdem die Wirbellosen die Entstehung des Nervensystems aus dem Ectoderm kennen lehrten, wird die gleiche Erscheinung bei den Vertebraten als von dorther fortgesetzt zu beurtheilen sein. Die Acranier bieten die Entwickelung des *Centralnervensystems* in einer mit den Ascidien in den Hauptpunkten übereinstimmenden Weise. Aus einer Medullarplatte geht eine *Medullarrinne* hervor, welche zuerst vom benachbarten Ectoderm eine Decke empfängt, bevor sie zum Medullarrohr sich abschließt (vergl. Fig. 11). Das Auftreten der Medullarplatte beginnt etwas entfernt vom Vordertheile des Körpers, aber allmählich nähert sie sich jenem Rande. Durch erstere wird an niedere Zustände erinnert, in welchen das Centralnervensystem mehr der Mitte der Dorsalfläche genähert liegt. Das Medullarrohr schließt sich von hinten nach vorn zu und vorn erhält sich ein Zusammenhang mit dem oberflächlichen Ectoderm am *Neuroporus*. Im Verhalten zur Chorda dorsalis ergiebt sich in so fern eine Verschiedenheit von Tunicaten als die Chorda vorn sich über das Medullarrohr hinaus erstreckt.

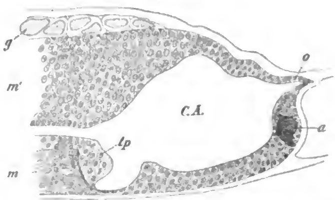
Die Umwandlung der Platte in die Rinne und zum Rohre gründet sich auf Wachsthumsvorgänge der Anlage, vor Allem auf Vermehrung der Formelemente in einer bestimmten Richtung, und daraus entspringt auch die Abschnürung vom Mutterboden des Ectoderms. Durch die daran sich knüpfende Einsenkung wird einem der wichtigsten Organsysteme Schutz geboten, der sich bei den Cranioten durch Theilnahme des Skelets an der Umwandung in höherem Maße bethätigt.

In dieser Art hat sich das Medullarrohr als Anlage des Centralnervensystems durch die Länge des Körpers erwiesen und wird unter zunehmender Dicke seiner Wandungen in einen Strang verwandelt, welcher den Rest des Binnenraums als einen mehr der Ventralseite genäherten *Centralcanal* enthält. Von diesem aus erstreckt sich die Verschlussstelle dorsalwärts.

Am Vorderende ist das im Übrigen ziemlich gleichartige Verhalten bedeutend alterirt und lässt schon mit dem Beginne der Sonderung einen ansehnlich erweiterten Binnenraum erkennen, der nach hinten in den Centralcanal sich fortsetzt. Es wird dieser im Ganzen dünnwandige Abschnitt der »Sinnesblase« der Tunicaten um so mehr homolog sein, als in seiner vorderen Wandung eine durch bedeutende Pigmentirung ausgezeichnete Stelle als Rudiment eines Auges gedacht werden darf (Fig. 449 *a*) und auch eine spitze Fortsetzung (*o*) gegen die aus der Mündung des Neuroporus hervorgegangene Wimpergrube besteht.

Die Wandung des Blasenraumes verdickt sich dorsal nach hinten bedeutend und geht continuirlich in den wenigstens äußerlich mehr gleichartigen Theil des Centralnervensystems über. Drei leichte Wölbungen der dorsalen Wand sind mehr durch Faltung aus einer Vermehrung der Formbestandtheile hervorgegangen und bezeichnen bereits Abschnitte, die erst bei Cranioten Bedeutung gewinnen. An der ventralen Blasenwand hält sich die Stärke mehr gleichartig, aber nahe am Hinterende senkt sich das Lumen des Blasenraumes bedeutend gegen die ventrale Oberfläche dieses Abschnittes ein und bildet hier eine Grube, welche hinten von einem vor der Mündung des Centralcanales befindlichen Vorsprung überragt wird, dem Tuberculum posterius (v. KUPFFER, Fig. 449 *tp*). Auch in dem folgenden Abschnitte macht sich noch eine dorsal gelagerte Hohlraumbildung bemerkbar, welche aber nicht vom Centralcanal ausgeht und nur bei jungen Thieren deutlich scheint (HATSCHEK).

Fig. 449.



Vorderer Theil des Centralnervensystems von Amphioxus. *C.A* Binnenraum. *m*, *m'* Wand des Medullarrohres. *a* Augenfleck. *o* zum Riechorgan (Lobus olfactorius, v. KUPFFER). *tp* Tuberculum posterius. *g* große Nervenzellen. (Nach v. KUPFFER.)

Der Mangel jeder scharfen Grenze gegen das übrige Centralorgan kann das

Ganze als *Rückenmark* auffassen lassen, an welchem sich jener vordere Abschnitt zu einem Gehirn differenzirt hat. Dessen einfache Verhältnisse entsprechen dem Mangel ausgebildeter Sinnesorgane, welcher schon bei Wirbellosen in jenem Connex erkennbar war. Da es nun nicht wahrscheinlich ist, dass erst im Stamme der Cranioten die Ausbildung jener Organe begann, nachdem die ganze Organisation schon die Acranier von ganz niederen weit entfernt zeigte, so ist auch für die Vorfahren von Amphioxus der Besitz ausgebildeter Sinneswerkzeuge, die mit dem Gehirn im Zusammenhang standen, in hohem Grade wahrscheinlich (s. darüber bei den Sinnesorganen). Daher darf wohl ein Theil des einfachen Verhaltens des Gehirns jenem Verluste zugeschrieben werden. Wir lassen daher jene Gehirnbildung zwar als eine primitive gelten, aber die primärste der Acranier, und damit aller Wirbelthiere, ist sie schwerlich, da die Organe verschwunden sind, an welche die Entstehung des Gehirns derart geknüpft ist, dass jene als Causalmomente für die Sonderung eines Gehirns erscheinen.

Mit dieser Reserve besteht ein Recht, das Gehirn von Amphioxus dem übrigen Centralnervensystem entgegenzusetzen und in ihm auch nicht einen bloßen Abschnitt in höherer Bildung zu sehen (LANGERHANS). Es repräsentirt die primitivste Gehirnbildung der Vertebraten, ein *Urhirn, Archencephalon* (v. KUPFFER). Das sich anschließende, aus dem Gehirn fortgesetzte Centralnervensystem ist das *Rückenmark*. Es erstreckt sich gegen das Körperende, wo es nur allmählich zugespitzt verläuft und terminal eine Erweiterung seines Centralcanals enthält. Sein vorderster Abschnitt ist zwar auf eine Strecke durch einen vorübergehenden dorsalen Binnenraum ausgezeichnet, besitzt aber sonst sowohl in seiner Structur, als auch hinsichtlich der von ihm ausgehenden Nerven, keinerlei zu einer Unterscheidung Anlass gebende Einrichtungen. Wenn es auch bei den Cranioten wichtige Sonderungen eingeht, so sind diese doch bei Acraniern noch nicht einmal angebahnt, sondern es waltet in dieser Hinsicht noch der Zustand der Indifferenz. Der Strang, den das Rückenmark vorstellt, gleicht einem dreiseitigen Prisma mit einer etwas schmaleren Basalfläche. Es enthält einen der letzteren genäherten Centralcanal, welcher dorsalwärts in eine enger werdende Spalte verläuft. Deren Begrenzung ist wenigstens in ihren epithelartigen Formelementen bis zur Oberfläche verfolgbar und lässt so den Anschein entstehen, als ob die beiden Verschlussränder des Canals sich hier nur berührten. Jedenfalls ist darin ein von der Rinnenform noch wenig entfernter Zustand ausgeprägt (Fig. 450).

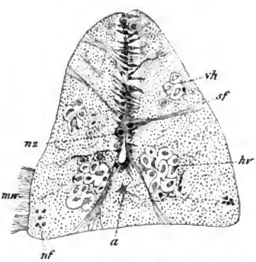
Die *Entstehung des Rückenmarks* als eine Fortsetzung der Gehirnbildung, so, wie es ontogenetisch aus dem Ectoderm hervorgeht, kann hinsichtlich ihres phylogenetischen Werthes bestritten werden. Denn es wäre dafür ein Zustand vorauszusetzen, in welchem auch das Rückenmark eine ectodermale Lage bei den Vorfahren der Acranier bewahrt hätte. Bei Wirbellosen, welche in verschiedenen Abtheilungen für ihr centrales Nervensystem jene oberflächliche Lage besitzen, ergiebt sich doch kein zureichender Grund für jene Annahme, und nur die den Vertebraten noch am nächsten stehenden Tunicaten besitzen in einem epichordalen Nervenstrang eine Art Vorstufe für das Rückenmark. In der That ist es aber noch kein Rückenmark. Nehmen wir davon den Ausgang, so kann man annehmen, dass eine fortgesetzte Ausbildung

centraler Formelemente in diesem Strange den Anfang der Rückenmarksbildung gemacht hat. Nervenzellen, die dem Gehirn angehörten, mögen zuerst dort eingewandert und der fortgesetzte Zuwachs mit der Ontogenese dem Ectoderm übertragen worden sein, bis endlich in einer Medullarplatte das Ganze seine ontogenetische Anlage fand. Darin läge somit ein cänogenetischer Befund, welcher ontogenetisch das Rückenmark mit dem Gehirn auf gleicher Stufe darstellt, während das Gehirn erst spät und auch nicht mit einem Male das Rückenmark als Fortsetzung erhielt. In dem zeitlichen Verhalten beider Theile ist aber noch ein Rest des phylogenetischen Weges ersichtlich.

Bei exclusiv ontogenetischer Behandlung dieser Frage muss man annehmen, dass das Rückenmark phyletisch einer successiven Sprossung aus dem Urhirn entsprang. Dann schwände für das centrale Nervensystem die sonst so tief begründete Verknüpfung mit den Tunicaten, und es wäre schwer zu verstehen, wie in der Structur von Gehirn und Rückenmark eine Art von principieller Verschiedenheit (Vertheilung von grauer und weißer Substanz) zur Ausprägung gelangt.

Hinsichtlich des feineren Baues bietet das Rückenmark von Amphioxus um den Centralcanal und an dessen scheinbarer Fortsetzung bis zur dorsalen Kante epitheliale Zellgebilde, welche theils nervöser Natur sind und dann meist größer erscheinen als andere, von denen Stützfasern ausgehen. Diese Elemente repräsentiren das *Ependym*. Außerhalb diesen der ursprünglichen Oberfläche der Medullarrinne entsprechenden Nerven- und Ependymzellen führt das Rückenmark keine Zellen, sondern nur Nervenfasern (leitende Bahnen), die größtentheils in der Längsrichtung ziehen. *Das Rückenmark besteht also aus einem Faserstrang, welcher eine dünne Lage centrale Apparate vorstellender Zellgebilde umschließt*, und diese Schicht ist eine Oberflächenbildung, einem einschichtigen Epithel vergleichbar. Außer der Reihe der den Centralcanal begrenzenden Nervenzellen finden sich bedeutend umfänglichere, welche wohl durch die Erlangung eines außerordentlichen Umfanges in den Centralcanal selbst gerückt sind und denselben durchsetzen. Diese colossalen oder *Riesenzellen* sind multipolar, ihr Nervenfortsatz geht in eine *Riesenfaser* über. Die Zellen finden sich vereinzelt in Längsreihen. Eine vordere Reihe von (12) solch riesenhafter Nervenzellen sendet ihre Riesenfasern caudalwärts, während jene (14) einer mehr caudal befindlichen Reihe die Fasern nach vorn verlaufen lässt. Die Riesenfasern kreuzen sich auf ihrem Wege, wobei sie je in eine seitliche Hälfte des Rückenmarks gelangen (Fig. 451). Nur eine nimmt ihren Weg im ventralen Theile des Marks, die übrigen bilden in der feinfaserigen äußeren Substanzschicht des Rückenmarks vertheilt

Fig. 450.

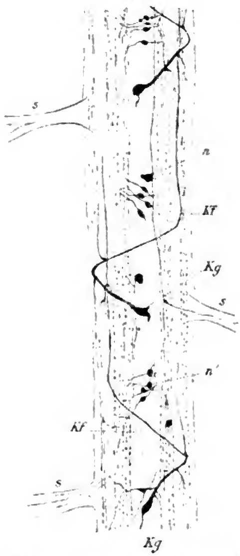


Querschnitt durch das Rückenmark von Amphioxus. *nz* Nervenzellen. *nf* Nervenfasern. *mw* motorische Wurzel. *sf* sensible Fasern. *vh*, *hv* Längszüge von colossalen Fasern. *a* Nervenzelle. (Nach Rhode.)

mehrfache Gruppen. Fortsätze der kleinen Nervenzellen sind zu den sensiblen Wurzeln (Fig. 451 *s*) verfolgt. Mehr ventral verlassen die motorischen Wurzeln (Fig. 450 *mw*) das Rückenmark.

In dem Vorkommen colossaler nervöser Elemente liegt ein Anschluss an manche Befunde bei Wirbellosen, wo sie bei Anneliden beobachtet sind. Wie sie bei Amphioxus aufzufassen sind, ist noch unsicher.

Fig. 451.



Längsschnitt durch das Rückenmark von Amphioxus. *s* Nerven. *Kg* Riesenzellen. *Kf* Riesenfasern. *n*, *n'* kleine Nervenzellen. (Nach G. Retzius.)

Aus der Structur des centralen Nervensystems geht eine Verschiedenheit der beiden Abschnitte hervor, welche wir als eine fundamentale wohl ansehen dürfen, so dass schon bei den Acraniern das »Rückenmark« nicht einfach als eine Verlängerung des Gehirns gelten kann, wenn auch aus letzteren eine Fortsetzung von Nervenfasern vorkommt. Das Vorwiegen peripherischer Bahnen lässt annehmen, dass solche einmal die alleinige Zusammensetzung bildeten, wie auch die Vergleichung mit Tunicaten andeute.

Die centralen Elemente wären dann erst nach und nach hinzugekommene Sonderungen aus dem Ectoderm. Dass das Rückenmark nicht aus einer aus dem Gehirn fortgesetzten Rohrbildung entsprang, ist gleichfalls aus der Structur zu ersehen, in welcher die zum Centralcanal führende Spalte die ectodermale Wand bilateral in der ganzen Ausdehnung besitzt (Fig. 450), so dass transversal verlaufende Bahnen, wie sie auf dem Längsschnitte (Fig. 451) sichtbar werden, noch nicht in großer Menge bestehen und die Vorstellung einer anfänglichen Flächenentfaltung nicht verbieten. Die Einfaltung der Platte zum Rohre ist dann das Product der mächtigeren Entfaltung von Fasermassen im ventralen Abschnitte.

B. Peripherisches Nervensystem.

§ 199.

Nachdem wir den bei den *Acraniern* als *Archencephalon* unterschiedenen vordersten Theil des Centralnervensystems nur mit Gebilden in Zusammenhang fanden, welche entweder aus rückgebildeten Sinnesorganen hervorgingen, wie der bereits erwähnte (S. 723) Pigmentfleck, der wahrscheinlich ein Rest eines Auges ist, oder als andere Sinnesorgane, wahrscheinlich als Riechorgan, fungiren, wie die

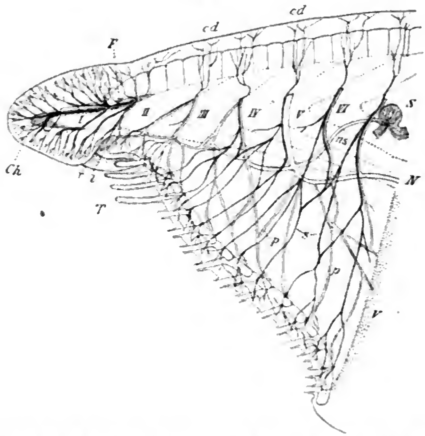
aus dem Neuroporus entstandene Wimpergrube, bleiben anderweite peripherische Beziehungen des Urhirns nicht nachweisbar. Die als Hirnnerven beschriebenen zwei, nach Anderen drei Nervenpaare, gehen nicht vom Urhirn aus, sondern von dem Anfange des Rückenmarks, welcher Anfang, obwohl nicht wesentlich verändert, als Medulla oblongata aufgefasst wurde. Dass dieser Theil auf keine Weise dem verlängerten Marke der Cranioten vollkommen entspricht, ward oben bereits dargethan. Dieses entsteht zwar aus jenem, aber nicht bloß aus der kurzen, jene ersten Nervenpaare entsendenden Strecke des Rückenmarks, sondern aus einem bedeutend längeren Abschnitte, wie aus den Nerven der Medulla oblongata und ihrem peripheren Gebiete erweisbar ist. So wenig das Archencephalon der Acranier dem Gesammthirn der Cranioten homodynam ist, ebenso wenig ist jenes Anfangsstück des Rückenmarks der Medulla oblongata der Cranioten homodynam. Es liegt in ihm eben ein indifferenter Zustand vor, der mit seiner Differenzirung zugleich eine folgende bedeutende Strecke in die Medulla oblongata der Cranioten übergehen lässt. Da dieser Vorgang bei den Acraniern sich *noch nicht* vollzog, besteht kein Grund, die von jener Übergangsstrecke abgehenden Nerven anders zu beurtheilen als die übrigen. Ich betrachte daher *sämmtliche hinter dem Archencephalon entspringenden Nerven als Rückenmarks- oder Spinalnerven.*

Im Abgange der Nerven vom Rückenmark ergiebt sich eine Sonderung in *dorsale* und *ventrale Wurzeln* in metamerer Anordnung. Die letzteren sind *motorisch*, die ersteren wenigstens größtentheils *sensibler Natur*. Damit beginnt ein durch die ganze Vertebratenreihe bestehendes Verhalten. Die ventralen Wurzeln setzen sich aus *getrennt* austretenden feinen Fädchen zusammen (Fig. 450 *mw*), welche fächerförmig sich vertheilend zu den benachbarten Myomeren gelangen. Die dorsalen Wurzeln bilden bei ihrem Austritt ein mehr einheitliches Stämmchen, welches für sich seinen Weg nimmt, um subcutan ein Ganglion zu bilden. Während die Nervenfädchen der motorischen Wurzeln bis jetzt noch nicht in einem Abgange von Ganglienzellen sicher beobachtet sind, sind jene der hinteren (dorsalen) Wurzeln aus Ganglienzellen des Rückenmarks verfolgbar. *Da dorsale und ventrale Wurzeln für sich ihren Weg nehmen, besteht noch kein einheitlicher Spinalnerv.* Beiderlei Wurzeln entsprechen sich auch nicht in ihren Abgangsstellen, sondern alterniren dergestalt, dass die ventrale Wurzel direct zu einem Myomer tritt, dessen je hinteres Muskelseptum von dem dorsalen Nerven durchsetzt wird. In der Länge des Rückenmarks entspricht je eine ventrale Wurzel der einen Seite einer dorsalen der anderen, wobei die *Verschiebung der Myomere* eine Rolle spielt (S. 606), welcher Vorgang ebenso die Muskelsepta betrifft.

Die *ersten Nervenpaare* entsprechen nur dorsalen Wurzeln; das erste liegt vor, das zweite hinter dem ersten Myomer, welches rudimentär ist. Beide Nerven erstrecken sich in gerader Richtung nach vorn und lösen sich zur Innervation des Rostrums auf. Für die folgenden Metameren kommt noch die ventrale Wurzel hinzu, deren Verhalten bereits gewürdigt ist. Die zu einem wenig concentrirten subcutanen Ganglion tretende dorsale Wurzel geht von da in einen starken ventralen und in einen schwachen dorsalen Hautast über. Der ventrale theilt sich

wieder in einen im Integumente verbreiteten Zweig (R. cutaneus) und einen *R. visceralis*, welcher um die Rumpfmuskulatur nach innen zieht. Er versorgt den M. transversus und viscerale Muskulatur, wodurch er sich als vorwiegend motorischer Nerv bewährt und damit die gemischte Natur der dorsalen Wurzeln bestätigt (VAN WIJHE). Die oberflächlichen Äste des Ramus ventralis zeigen Verbindungen auf

Fig. 452.



Vorderer Körpertheil mit den Nerven von **Amphioxus**. *Ch* Chorda. *F* Flimmergrube. *T* Mundcirren (die Mehrzahl ist abgeschnitten). *r*, *l* rechter und linker Rand des vorderen Mundwinkels. *S* Sinnesorgan. *ns* Nerv dazu. *s* Nerven zu den Mundcirren. *p* Nerven zum Ringmuskel. *I* rostraler Fortsatz des Seitenrumpfmuskels. *II*—*VI* 2—6. Myomer. *V* Velum. *cd* N. cutanei dorsalis. *N* N. retrocurrens. (Nach HATSCHEK.)

(Plexusse). Solche bestehen auch an den tiefen. Diese lassen schon vom 3. Nerven an aus solchen Verbindungen einen zu den Kiemen verlaufenden Nervenstamm entstehen, welcher zu Nervengeflechten des Kiemendarms verfolgbar ist. Im Ganzen waltet in der Anordnung der Nerven ein gleichartiges Verhalten, und wie wir das Gehirn noch nicht in dem Zustande treffen, wie es uns bei Cranioten begegnet, so sind auch noch keine Gehirnnerven gesondert vorhanden, und es können nur jene, welche den vorderen Körperabschnitt, so weit der Kiemenapparat reicht, *als die bei Cranioten* zu Gehirnnerven gewordenen Nerven angesehen werden. Ein Theil dieser Nerven ist in Fig. 452 zu ersehen.

Die oben wie schon vorher (S. 727) vorgetragene Auffassung des Gehirns und Rückenmarks von Amphioxus widerstreitet nur scheinbar der von Anderen (z. B. von HATSCHEK) vertretenen. Dieser nimmt den vorderen Theil des Rückenmarks

als verlängertes Mark. Indem er aber darunter, wie es mir scheint, nur einen Theil des verlängerten Marks der Cranioten begreift, wie ja jener Abschnitt in der That nicht der Gesammtheit der Medulla oblongata der Cranioten entsprechen kann, wird der Begriff jenes Hirntheiles völlig alterirt. Desshalb musste ich vorziehen, jenen Abschnitt dem Rückenmark zuzurechnen; er ist kein verlängertes Mark im Sinne der Cranioten, wird es auch nie, sondern repräsentirt *nur einen kleinen Abschnitt desselben*, aus welchem nur zwei, den dorsalen Wurzeln der übrigen Spinalnerven sich gleich verhaltende Nerven hervorgehen.

Für die *dorsalen Nerven oder Wurzeln* ist der Übergang in eine unter dem Ectoderm gelagerte Ganglienzellengruppe von Bedeutung, weil darin der erste Zustand eines *Spinalganglions* liegt (HATSCHEK), wie in der subcutanen Verbreitung der Nerven von da aus auch genetische Beziehungen jener zum Ectoderm angedeutet werden. In Fig. 452 sind sie dargestellt mit dorsalen Hautzweigen (*rd*) und in ventraler Geflechtbildung.

Die *ventralen* Wurzeln bilden noch keine compacten Nerven. Sie gelangen sofort nach dem Austritte aus dem Rückenmark divergirend zu den Muskelbändern. Darin zeigt sich noch der primitive Zusammenhang.

Außer der für Acranier schon aufgeführten Literatur ist für das Nervensystem von besonderer Wichtigkeit: J. V. ROHON, Untersuch. über Amphioxus. Denkschr. der Wiener Acad., math.-naturw. Cl. 1881. HATSCHEK, Die Metamerie des Amphioxus und des Ammocoetes. Anat. Vers. in Wien. 1892. C. v. KUPFFER, Studien z. vergl. Entwickelungsgesch. des Kopfes der Cranioten. I. München 1893. Ferner: LANGERHANS, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. E. ROHDE, Unters. über d. Nervensyst. v. Amphioxus. Zoolog. Beiträge. Bd. II. Breslau 1888. G. RETZIUS, Biolog. Untersuch. N. F. Bd. II. Stockholm 1891. KÖLLIKER, Gewebelehre. 6. Aufl. Bd. 2.

Vom Nervensystem der Cranioten.

I. Centralnervensystem.

A. Vom Gehirn.

Erste regionale Differenzirung bei Cyclostomen.

§ 200.

Das Archencephalon der Acranier erscheint nach Vollendung der ersten Anlage auch bei den Cranioten als einheitlicher, durch einen weiteren Binnenraum ausgezeichneter Abschnitt, dem ebenso unmittelbar wie dort das Rückenmark angeschlossen ist. So zeigt es sich bei Cranioten, wenn auch nur kurze Zeit, denn mit der Entstehung von höheren Sinnesorganen kommt es schon bei Cyclostomen zu einer auch in höhere Abtheilungen sich fortsetzenden Differenzirung. Der größte Theil des Urhirns liegt, verschieden von den Acraniern, vor der Chorda dorsalis, deren vorderes Ende bis zu dem Vorsprunge reicht, welcher schon bei Amphioxus eine ventrale Einsenkung des Hirnbodens abgrenzt (Fig. 449 *tp*). Eine dorsale Erhebung giebt auch hier eine Grenze ab für den vorderen Abschnitt des Urhirns, welcher jetzt als *Vorderhirn* erscheint (Fig. 453 *A*, *Vh*). In bedeutender seitlicher Volumszunahme bildete sich dieses Vorderhirn in zwei Lappen aus, deren jeder in einen vorderen größeren und hinteren kleineren Abschnitt zerfällt, beide

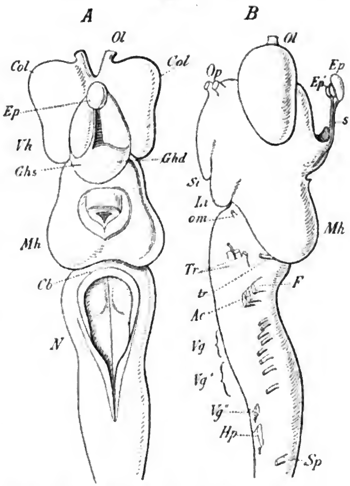
mit Fortsetzungen des Binnenraums des Urhirns. Aus dem vorderen Lappen geht der Nervus olfactorius hervor, der Lappen stellt damit einen *Lobus olfactorius* (*Col*) vor, welcher seine Ausbildung jener des Riechorgans verdankt. Die Vergleichung mit Amphioxus ergiebt, dass an derselben Stelle (dem vorderen Theile der Längsachse des Urhirns), an welcher der zur Wimpergrube führende Fortsatz entstand (Fig. 454 *A*, *lo*), eine epitheliale Platte sich sondert, von welcher die Entstehung des Riechorgans ausgeht (Riechplatte). Diese leitet sich also von Zuständen her, welche bereits bei Acraniern, wenn auch in anderer Form, existiren. Das bei letzteren in der Wimpergrube gegebene Riechorgan entspricht jenem der Cyclostomen, wenn dieses auch schon durch die Sonderung in ein paariges Gebilde viel höher differenzirt ist.

Eine zweite Sonderung am Urhirn geht vom Sehorgan aus. Dorsal entsteht eine Fortsatzbildung, die sich nach mannigfachen, hier nicht anzuführenden Complicationen zum Theil in ein als medianes Sehorgan (Parietalauge) aufgefasstes Gebilde umwandelt, welches später durch einen Stiel mit seiner Bildungsstätte im Zusammenhang steht. Es stellt die *Epiphysis cerebri* (Glandula pinealis, Zirbel) vor, welche zugleich die hintere Grenze eines zweiten Abschnittes des Vorderhirns und die vordere einer neuen Region, jener des Mittelhirns, bezeichnet. Es erscheint als Ausstülpung der Decke (Fig. 453 *Ep*), zu einem paarigen Organ sich gestaltend. Auch das laterale Sehorgan nimmt von jenem Abschnitte seine Entstehung, in seinem ersten Auftreten als Ausbuchtung der seitlichen ventralen Wände allmählich zu den primären *Augenblasen* sich umwandelnd. Deren cerebrale Verbindung rückt aus mehr dorsaler Lage mehr ventralwärts, und die aus dem Augenblasenstiele entstandenen Sehnerven kommen aus dem ins Lumen des Archencephalon vorspringenden *Chiasma nervorum opticorum* hervor. Dieser Vorsprung (Fig. 454 *B*, *ch*) scheidet ventral den Binnenraum in einen vorderen und hinteren Theil. Der vordere fällt dem eigentlichen Vorderhirn, der hintere dem zweiten zu und bildet in der Hauptsache das *Infundibulum*, welches an der ventralen Oberfläche einen nach hinten gerichteten Vorsprung vorstellt (Fig. 453 *B*, *Si*). Das Ende desselben (Saccus infundibuli) behält seine epitheliale Wand, die sich mit der Gefäßhülle des Centralnervensystems verbindet (Saccus vasculosus). Hier schließt sich dem Gehirn als besonderes Organ die *Hypophysis* an, welche später auch beim Riechorgan näher behandelt wird. Der gesammte an dem primitiven Vorderhirn entstandene zweite Abschnitt erscheint als *Zwischenhirn* (Diencephalon). Eine massivere Entfaltung der seitlichen Theile zeichnet diesen Hirnabschnitt aus, der Binnenraum bildet daher eine Längsspalte (Ventric. III), deren Decke dorsal auf eine Strecke nur durch eine den Hirnhüllen angeschlossene Epithelschicht dargestellt wird. Jederseits von der Spalte erhebt sich der *Thalamus opticus*, und hinten ist wieder eine bedeutende asymmetrische Erhebung vorhanden, die *Ganglia habenulae*.

Ebenfalls in Beziehung zum Auge, und daher von dessen Ausbildung abzuleiten, ist noch ein letzter Abschnitt aus dem Urhirn entstanden, das *Mesencephalon*, Mittelhirn. Es wird an der Decke des Urhirns zuerst als eine dorsale Erhebung bemerkbar (Fig. 454 *M*), welche hinten durch eine einspringende Falte (Fig. 454 *B*, *pd*

gegen das Rückenmark, vorn im Abfall gegen die Epiphyse abgegrenzt wird. Zwei Erhebungen, zwischen denen wieder eine Verdünnung des Daches erscheint, sind die *Corpora bigemina*, in deren jeden der mediane Binnenraum verengt sich fortsetzt. Im ventralen Gebiete entspricht dem Mittelhirn ein viel kürzerer Abschnitt, der sich äußerlich bis zu dem dem Zwischenhirn zugehörigen, hinter dem Infundibulum folgenden Lobus impar (Fig. 453 *B*), nach vorn erstreckt, während er hinten am verlängerten Mark seine Grenze findet. Im Binnenraume des Gehirns ist diese Grenze durch den mehr in die Länge gestreckten Vorsprung angedeutet, gegen den das Vorderende der Chorda gerichtet ist.

Fig. 453.



A dorsale, *B* seitliche Ansicht des Gehirns von Petromyzon Planeri (nach Wachsmodellen). *Ol* Olfactorius. *Op* Opticus. *Col* Lob. olf. *Ghd*, *Ghs* Ganglion habenulae dextrum et sin. *Cb* Cerebellum. *Vh* Vorder-, *Mh* Mittel-, *N* Nachhirn. *Li* Lobus infundibuli. *Si* Saccus infundibuli. *Ep* oberes, *Ep'* unteres Epiphysenbläschen. *s* Epiphysenstiel. *om* Oculomotorius. *tr* Trochlearis. *Tr* Trigeminus. *F* Facialis. *Ac* Acusticus. *Vg*, *Vg'*, *Vg''* Vagus. *Hp* Occipitalnerv (Hypoglossus). *Sp* Spinalnerv. (Nach Fr. Ahlborn.)

Den drei aus dem Archencephalon entstandenen Abschnitten kommt somit nur die Beziehung zu zwei Sinneswerkzeugen zu, *und wie diese Nerven sind auch die betreffenden Hirntheile ungleichartig, jeder mit Besonderheiten versehen.* Die bedeutendere dorsale Ausbildung während der früheren Perioden lässt das Urhirn gegen das verlängerte Mark hin einen Winkel bilden, welcher mit der Entstehung von Theilen der Nachbarschaft des Mundes wieder zum Ausgleich gelangt. Aber immer tritt die Infundibularregion wie eine Knickung vor dem Chordaende herab.

Als ein neuer und mächtiger Abschnitt des Gehirns sondert sich von den Cyclostomen an *die vorderste Strecke des Rückenmarks als Nachhirn* (Metacephalon, Medulla oblongata, verlängertes Mark) und schließt sich dem Mittelhirn an. *Für alle Cranioten* ist damit ein wichtiger Hirntheil gegründet, der nicht bloß äußerlich, sondern *vorzüglich durch seine innere Structur vom Rückenmark different* geworden ist. Er erscheint als ein bedeutend langer Abschnitt, welcher sogar den gesammten Complex des Urhirns übertrifft, aber allmählich eine relative Verkürzung erleidet.

Geänderte Structurverhältnisse unterscheiden es innerlich vom übrigen Rückenmark, während es auch äußerlich gleichfalls Auszeichnungen empfängt; beides gegen das Ende continuirlich zum Rückenmark fortgesetzt. Am vorderen Abschnitt dieses Nachhirns (Fig. 453) hat der sich beträchtlich erweiternde Centralcanal keine nervöse Decke empfangen und bildet die weiter nach vorn wie nach hinten sich verengende *Rautengrube* (Fossa rhomboidalis, Ventriculus quartus). Von der Anlage hat sich in der Decke dieser Grube nur eine Epithelschicht erhalten, welche wiederum mit der gefäßhaltigen Umhüllung einen *Plexus chorioides* bildet. Zahlreiche nach innen ragende Querfaltungen zeichnen ihn aus. Am vordersten Theile des Nachhirns erhält sich die nervöse Decke als eine quere Leiste, die an das Mittelhirn grenzt; sie bildet den noch indifferenten Zustand eines secundären *Hinterhirns* und besitzt bereits manche Eigenthümlichkeiten der feineren Structur.

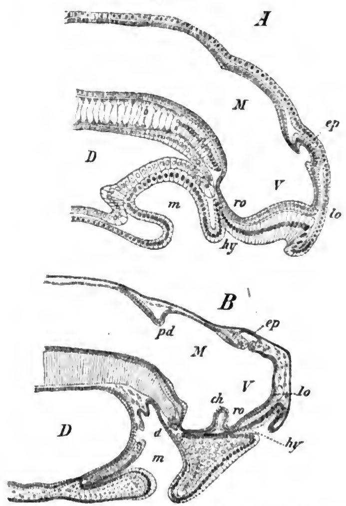
Die Entstehung des Nachhirns hat ihre Causalmomente in dem peripheren Nervensystem und *dieses steht wieder in Connex mit der Genese des Kopfes.* Es entspricht jenem Körperabschnitt, welcher die Kiemenregion vorstellt und bedeutende Umgestaltungen empfangen hat (s. oben S. 312). Die den Endgebieten gemäße mächtigere Entfaltung mancher Nervenstämme und deren centrale Verbindungen mit anderen Gebieten riefen nicht nur den in Vergleichung mit dem Rückenmark bedeutenderen Umfang des verlängerten Markes hervor, sondern bedingten auch das Auseinanderweichen der beiden Hälften des Markes, indem dadurch das Ursprungsgebiet jener Nerven, sowie manche andere feinere Structuren sich Raum schafften. Der bei Acraniern noch indifferente Befund wird bei Cranioten derart umgestaltet, dass er ein vom übrigen Rückenmark differenzirter Abschnitt wird. Das verlängerte Mark ist also nichts absolut Neues, welches erst bei den Cranioten entstanden, sich zwischen Urhirn und Rückenmark eingeschoben hätte, sondern es ist vielmehr ein Sonderungsproduct aus dem bei Acraniern noch fast ganz gleichartigen Rückenmark. Auf die Frage, wie weit der dem verlängerten Mark der Cranioten entsprechende Abschnitt bei Amphioxus sich erstrecke, giebt nicht das Rückenmark selbst Bescheid, sondern dessen peripherische Nerven. So weit solche noch den Kiemen zugehen besteht der dem Nachhirn der Cranioten vergleichbare Abschnitt. Somit ist es bei Amphioxus nicht bloß die erste Strecke, die das Material des Nachhirns liefert, sondern eine weit längere, und wenn in jener eine dorsale Grubenbildung vorkommt, so ist solche noch nicht die Rautengrube, sondern höchstens eine ähnliche Bildung, die mit der voluminösen Entfaltung jener beiden ersten Nerven (s. oben S. 727) im Zusammenhang steht.

In den beiden Abtheilungen der Cyclostomen bietet sich bei den Petromyzonten durch größere Schlankheit die primitivere Form, die bei Myxine, besonders im Nachhirn, in eine gedrängtere sich umgewandelt hat.

Mit der Gehirnentfaltung stehen Veränderungen von vorderen Kopftheilen, und zwar in Bezug auf das *Riechorgan*, in engstem Zusammenhange. Dieses wird bei seinem ersten Erscheinen durch eine epitheliale Verdickung am vorderen Körperpole bezeichnet, welcher nach aufgetretener Gehirndifferenzirung je ein Lobus olfactorius entspricht. Die epitheliale Platte ist die »Riechplatte«, ein ein-

heitliches Gebilde, welches zugleich mit der Ausbildung der beiderlei Lobi sich nach beiden vertheilt. Indem die epitheliale Bildung von Vorsprüngen der Nachbarschaft begrenzt wird, bildet sie eine Grube, an welcher sich ventral eine Einsenkung ausbildet (Fig. 454 *A*, *B*, *hy*). Diese tritt tiefer herab gegen die das Infundibulum bildende ventrale Ausbuchtung des Zwischenhirns (Fig. 454 *B*), und indem der Eingang zu dieser Einstülpung durch voluminöse Entfaltung der oberen Begrenzung des Mundeinganges immer weiter dorsal rückt, muss ein längerer Canal entstehen, welcher an den Nasengruben vorbei verläuft. Sein blindes Ende lässt die schon erwähnte, sich drüsenartig gestaltende *Hypophyse* entstehen. Ob dieser Canal, nach weiterem Vorschreiten in der Anlage des Hirnanhangs sein Endziel hat, lassen wir hier als offene Frage, auf welche wir beim Riechorgan zurückkommen. Welche Bedeutung dem ins Cavum cranii mündenden Drüsenorgane (B. Haller) zukommt, ist ebenso wenig klar, wie die des im *Saccus vasculosus* gegebenen Apparates.

Fig. 454.



Medianschnitte des Kopfes von Ammocoetes-Embryonen: *A* nach dem Ausschlüpfen, *B* von 4 mm Länge. *M* Mittelhirn. *V* Vorderhirn. *D* Darm. *m* Mundbucht. *d* präoraler Darm. *pd* Falte als hintere Grenze des Mittelhirns. *ch* Chiasma opticum. *ro* Recessus opticus. *lo* Lobus olfactorius. *ep* Epiphysis. *hy* Hypophysis. (Nach v. Kupffer.)

Von den in der Oberfläche des Gehirns entstehenden Differenzirungen ist die *Epiphysis* die complicirteste. Während sie der hinteren Grenze der Zwischenhirndecke angehört, entsteht an der vorderen Grenze und mehr dem Vorderhirn angehörig, eine ähnliche Bildung, die *Paraphysis* (v. Kupffer), welche bei der ersten Entstehung bei noch nicht ausgebildeter Zwischenhirnregion direct vor der anderen sich findet. Hinter ihr kommt median eine *Commissura superior* zur Anlage, und von der hinteren Grenze, an der vorderen des Mittelhirns erscheint die *Commissura posterior*, welche nach entferntem Plexus chorioides in der Tiefe sichtbar wird. Eine *Commissura anterior* bildet sich vor der Chiasmaleiste (*ch*), von der sie durch eine Ausbuchtung des Vorderhirnraumes getrennt wird.

Der schon bei Amphioxus vorbereitete Anschluss eines Theiles des Rückenmarkes ans Gehirn, wie er sich vorzüglich durch die in ihm entstehende Hohlraumbildung bekundet, ist in seiner Fortsetzung zum Befunde bei den Cranioten noch unbekannt. Ein successive an die Ausbildung des Kopfes geknüpfter Process darf angenommen werden. Dieses und die damit einhergehende Ausbildung der betreffenden Nervengebiete, die auch deren centrales Verhalten beeinflussen muss, werden als Factoren der Sonderung des Nachhirns vom Rückenmark zu gelten haben. Von einer Lösung dieser Frage steht die Forschung noch fern.

Von Literatur ist außer JOH. MÜLLER op. cit. besonders anzuführen: F. AHLBORN, Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX. C. v. KUPFFER. Entw. von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV.; vorzüglich aber dessen in seinen auf sorgfältigen Untersuchungen und Vergleichung beruhenden: Vergl. Entw. des Kopfes der Cranioten. Heft 2. München 1894. FR. NANSEN, The Structure and Combination of the histolog. Elements of the central. Nervous System. Bergens Museum Aarsberetning 1887.

Obgleich für die Erkenntnis des Centralnervensystems der Fische durch die neuere Zeit zahlreiche Fortschritte entstanden, sind doch viele Punkte noch im Dunkeln.

In der Ontogenese des Gehirns der Cranioten ist in verschiedenen Abtheilungen bis zu den Säugethieren eine *Metamerie* wahrgenommen, welche als primäre Metamerie Deutung fand. Vom Archencephalon ist es das Mittelhirn, an welchem mehrfach drei Abtheilungen zur Beobachtung kamen, die durch quere Falten von einander getrennt sind. Diese Blasen, deren vorderste getheilt sein kann (Forelle, B. HALLER), verstreichen, indem sie zur Anlage der großen Mittelhirnblase verstreichen. Aber dieses geht keineswegs allgemein aus allen hervor, denn bei Ophidiern und Vögeln ist nur die letzte der drei Blasen dem Mittelhirn bestimmt, und auch bei der Forelle ist das der Fall (B. HALLER). Diese Mittelhirnblasen erscheinen somit *als sehr ungleichwerthige Abschnitte*, und es muss mehr als gewagt gelten, daraus Schlüsse auf eine allgemeine Metamerie zu ziehen. Nicht einmal für das Neuralrohr ist daraus eine primitive Segmentirung zu begründen, so lange nicht die Thatsache, dass im einen Falle das ganze Material der Anlage, im anderen nur ein Theil derselben zur Entfaltung des Mittelhirns gedient hatte, eine Aufklärung fand. Wenn in der Segmentirung nur das verschiedene Schicksal eines Theiles des Materials sich ausspräche, derart, dass die Verwendung eines Theils zum Mittelhirn eine Scheidung vom anderen Material hervorriefe, welches letztere wieder durch seine Werthdifferenzen sich scheiden könnte, so wäre daraus nichts für eine primitive Metamerie, am wenigsten für eine solche allgemeiner Art, zu gewinnen, welche durch das Fehlen metamerer Erscheinungen an anderen dem Mittelhirn zukommenden Theilen, z. B. Nerven, gar keinen festen Boden hat.

Anders verhält es sich mit der metameren Gestaltung des *Nachhirns*, besonders dessen Rautengrube, für welche von mehreren Beobachtern eine größere Anzahl von Segmenten, bis zu 8—9, angegeben ward. Dies dürfte der einzige in primärer Gliederung zu treffende Gehirntheil sein, wie er ja auch allein aus einem metamere Nerven entsendenden Theile des Centralnervensystems hervorgeht. Ich habe schon vor langen Jahren aus den Nerven auf die Polymerie jenes Gehirntheils geschlossen und nahezu die gleiche Zahl von Abschnitten postulirt. Es pflegt ignorirt zu werden.

CH. MCCLURE, Journal of Morphol. Vol. IV. H. AYERS, Vertebrate Cephalogenesis. Ibidem. ZIMMERMANN, Metamerie des Wirbelthierkopfes. Anat. Anz. 1891.

Suppl. v. KUPFFER, Studien (op. cit.) und Sitzungsber. der k. bayr. Acad. d. Wiss. Math.-phys. Cl. 1885. Eine Übersicht über das gesammte Gehirn s. R. BURCKHARDT, Der Bauplan des Wirbelthiergehirns. Morpholog. Arbeiten. Bd. IV.

Neue Gestaltungen. Gnathostomen.

a. Elasmobranchier.

§ 201.

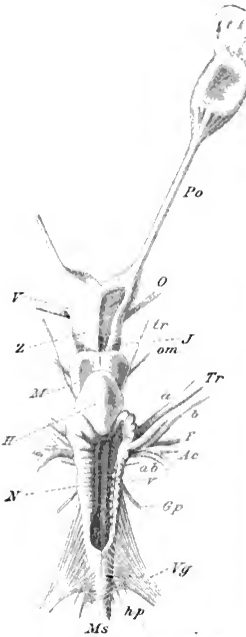
Die bei den Cyclostomen am Urhirn der Acranier aufgetretenen Differenzirungen, sowie der im Nachhirn stattgehabte Erwerb eines neuen Abschnittes bilden die Grundlage für die Zusammensetzung des Gnathostomen-Gehirns. Die ventrale Krümmung des primitiven Vorderhirns, welche den Boden des Zwischenhirns sich weiter nach hinten erstrecken und dem Mittelhirn die höchste Stelle am Kopfe zuweist, ist eine auch in die höheren Regionen fortgesetzte Besonderheit. Auch sie findet in den niederen Abtheilungen noch einen Ausgleich.

Unter den *Elasmobranchiern* besteht eine scheinbar bedeutende Divergenz des Einzelverhaltens bei den Selachiern und giebt sich schon äußerlich am *Vorderhirn* kund. Es bildet eine bedeutende Masse, deren Oberfläche bald ganz glatt erscheint, bald Erhebungen in sehr verschiedener Weise erkennen lässt. Bei manchen erscheint es völlig einheitlich (Carcharias). Die Oberfläche kann Erhebungen darstellen, jederseits eine oder zwei (Acanthias), welche sich bei anderen auf nur einen Theil der Oberfläche beschränken (Galeus, Mustelus). Ungeachtet dieser bilateralen Gestaltungen *ist das gesammte Vorderhirn ein einheitliches Gebilde und entspricht damit dem primitiven Zustande*, an welchem noch keine Hemisphären ausgebildet sind. Nur bei den Notidaniden und bei Scymnus umschließt es einen weiteren Binnenraum (Ventrikel), der sich nach den Abgangsstellen der Riechlappen zu fortsetzt und dadurch hier getheilt erscheint. Nach hinten communicirt er mit dem Zwischenhirn (Fig. 455 *Z*). Bei der Mehrzahl der Selachier ist dieser Raum beträchtlich reducirt oder fehlt, indem seine Wandungen eine bedeutende Dicke empfingen. Die basale Verstärkung ist in den Vordertheil fortgesetzt und ins Dach des Vorderhirns (Mantel), so dass das gesammte Vorderhirn auf Durchschnitten als eine compacte Masse erscheint. Nur an der hinteren nach dem Zwischenhirn sich herabwölbenden Region setzt sich der Mantel in einen sehr dünnen, membranartig in das Dach des Zwischenhirns übergehenden Abschnitt fort.

Der paarige *Lobus olfactorius* (*l*) ist bei seiner Entstehung dem Vorderhirn angeschlossen (Tuber olfactorium), dessen Binnenraum sich in ihn fortsetzt. Er liegt dabei dem Grunde des Riechorgans auf und beharrt in dieser Lage, während unter bedeutendem Wachsthum der Ethmoidalregion des Craniums die Verbindungsstelle mit dem Vorderhirn sich in einen dünnen Stiel auszieht. Dieser *Pedunculus olfactorius* (Fig. 455 *Po*) erreicht eine verschiedene, bei manchen sogar bedeutende Länge (Squatina, Torpedo), und erscheint bald als die vordere directe Fortsetzung des Vorderhirns, das in ihn successive übergeht (Hexanchus), bald ist er mit mehr seitlichem Ursprung von jenem abgesetzt. Der ansehnliche Lobus

olfactorius bietet häufig eine Scheidung in einen medialen und einen lateralen Abschnitt. Die Holocephalen behalten den primitiven Zustand im directen Anschluss des Lobus an das Vorderhirn. In der Structur bietet das Vorderhirn der Selachier sehr einfache Befunde; die nur spärlichen Nervenzellen bilden noch keine Schichtung und sind auch nicht in verschiedener Art differenzirt.

Fig. 455.



Gehirn von Heptanchus cinereus. *N* Nasenkapsel. *l* Lobus olfact. *Po* Tractus olfact. *V* Vorderhirn. *Z* Zwischenhirn. *M* Mittelhirn. *H* Hinterhirn. *N* Nachhirn mit entfernter Decke. *J* Eingang zum Infundibulum. *O* Opticus. *om* Oculomotorius. *tr* Trochlearis. *Tr, a, b* Trigeminus. *F* Facialis. *Ac* Acusticus. *ab* Abducens. *Gp* Glossopharyngeus. *Vg* Vagus. *Ms* Decke der Rautengrube, deren andere Hälfte entfernt ist. *v* Ursprungsganglien des Vagus. *hp* Occipitospinalnerven.

Am *Zwischenhirn* ist die unmittelbare Fortsetzung aus dem Vorderhirn am meisten bei den Notidaniden erhalten, während es bei anderen schärfer sich abgrenzt; ersterer ist als älterer Zustand anzusehen. Die Basis stellen die *Pedunculi cerebri* vor, welche auch seitlich den Ventrikelraum abgrenzen. Dessen Dach lässt hinten die Epiphyse entspringen, während es weiterhin in den Plexus chorioides ventr. III ausgebildet ist. Sehr gering erscheinen in Vergleichung mit den Cyclostomen die Ganglia habenulae, Verdickungen des hinteren Seitenrandes. Zwischen beiden befindet sich tiefer die Commissura posterior. Am Boden liegt eine mediale Verdickung, das Chiasma der Sehnerven, welches unmittelbar hinter dem Vorderhirn die Sehnerven *O* absendet. In der hinter und unter das Mittelhirn verschobenen Infundibularregion besteht ein mittlerer Vorsprung, in welchen sich der Ventrikelraum erweitert. Daran schließt sich eine seitliche Ausbuchtung (*Lobus lateralis, L. inferior*), während das Ende des Infundibulums als *Lobus posterior*, bei Rochen sehr ausgebildet, mit der Richtung nach hinten in den schon bei Cyclostomen bestehenden *Saccus vasculosus* übergeht. Er lagert unmittelbar auf der *Hypophyse*, welche in die Sattelgrube eingebettet ist. In der Textur bleibt eine niedere Stufe, wenn auch bereits gleiche Zellformen wie später, allerdings noch spärlich bestehen.

Am *Mittelhirn* erhält das gewölbte Dach schon frühzeitig bedeutende Ausbildung und umschließt einen weiteren, vorn in den Ventr. tertius, hinten ins

Nachhirn führenden Raum. Die Oberfläche ist immer sehr deutlich in zwei Hälften ausgebuchtet (Corpora bigemina). Von da aus besteht eine Fortsetzung gegen die Region des Chiasma. Die bedeutendsten Sonderungen sind am *Nachhirn* aufgetreten, aus dessen dorsaler, bei Cyclostomen die Rautengrube überbrückender Querleiste, ein neuer Abschnitt hervorging, das *Cerebellum* (Hinterhirn). Dieses stellt sich bereits mit seiner ersten Sonderung als eine ansehnliche Platte dar, welche von dem Vorderrande der Bedeckung der Rautengrube durch eine Einfaltung sich abgrenzt, und lässt im fortschreitenden Wachsthum eine bedeutende Ausfaltung erkennen, die in dem einfachsten Verhalten eine von der Decke der Rautengrube ausgehende, sowohl nach vorn als nach hinten gebuchtete Tasche vorstellt (Notidani), welche vorn das Mittelhirn, hinten die vordere Umrandung der Rautengrube überragt (*H*). In die Wand setzen sich aus dem verlängerten Mark kommende Faltungen fort. An der Oberfläche sind sie bald quere Wülste, bald Gruppen von solchen, die wieder in mannigfache asymmetrische Anordnungen übergehen, wobei manchmal auch der Binnenraum folgt. Am bedeutendsten ist diese Oberflächenvergrößerung mit ansehnlicher Parzellirung bei Cephaloptera. Es kommt hier somit *eine beträchtliche Entfaltung der Oberfläche* zum Ausdruck, welche diesen Hirntheil zu einem mit dem Vorderhirn an Umfang wetteifernden gestaltet. Das Cerebellum überlagert dann nicht nur den vorderen Abschnitt der Rautengrube, in welcher es sich einbettet, sondern erreicht mit seinem Vordertheile sogar das Vorderhirn (Carcharias) (Fig. 456 *Hh*). Mit dieser formalen Ausbildung steht auch die Textur im Zusammenhange, welche bereits differente nervöse Formelemente, und diese in bestimmter Schichtung zeigt.

Fig. 456.



Gehirn von Carcharias von oben. *sl* Olfactorius. Die übrigen Bezeichnungen wie in voriger Figur. (Nach Miklucho-Maclay).

Das *Nachhirn* selbst deutet allgemein durch seine bedeutende Länge während früher Stadien auf den primitiven Befund, der ihm in dieser Hinsicht (Fig. 455) noch bei manchen Haien zukommt (Notidani, Scymnus). Eine allmähliche Verkürzung ändert bei den Anderen die Configuration und giebt dem Nachhirn zugleich näheren Anschluss an das übrige Gehirn, wofür sich bei Haien (Galeus, Mustelus, Carcharias), wie bei Rochen (Raja, Trygon) Beispiele bieten. Dieser Process spiegelt sich auch an der Rautengrube ab, welche wie bei Cyclostomen von einem Plexus chorioides mit zahlreichen nach innen ragenden Querfalten bedeckt wird. Nach innen von der Übergangsstelle dieser Decke in die compacte Wand ergiebt sich eine nach vorn zu weiter ausgebuchtete Leiste, welche vorn median in die anderseitige übergeht und wie mit einem Rahmen die Öffnung der Rautengrube umfasst. Diese Leiste wird durch das Cerebellum median nach hinten gedrängt, so dass die seitlichen, mit mehr oder minder bedeutenden Faltungen versehenen Partien sich zu besonderen Abschnitten (Rautenhirn, Burckhardt) (*N*) gestalten.

Die Ausbildung dieser Theile steht mit jener der hier abgehenden peripherischen Nerven im Zusammenhang, ebenso wie weiter innen von der seitlichen Wand der Rautengrube vorhandene, von hinten nach vorn an Umfang zunehmende Höcker, welche dem Ursprungsgebiet von Nerven entsprechen (L. n. vagi) (Fig. 455). Der Einfluss der peripherischen Apparate auf die centralen Einrichtungen zeigt sich aber nirgends großartiger als bei den elektrischen Rochen, bei welchen aus einem Abschnitt des Nachhirns ein in zwei Hälften getheilter *Lobus electricus* (Fig. 437 *le*) entstand, der an Umfang fast dem Vorderhirn gleichkommt.

So umfänglich die Verschiedenheiten der einzelnen Formen sich darstellten, so wenig sind jene fundamentaler Art, und die nahe Verwandtschaft der Einrichtungen im Allgemeinen tritt überall hervor. Ebenso aber auch die weite Entfernung von den Cyclostomen, bei denen nur für die ersten Zustände sich Anschlüsse finden.

Für das *Vorderhirn* ist zu bemerken, dass seine Räumlichkeit, auch wo sie sich nach dem Stiele des Lobus olfactorius zu fortsetzt, keine Ventriculi laterales darbietet, *da jene Ausbuchtungen doch nur aus dem Verhalten zum Riechlappen entsprungen sind*, mit welchem die gleichbenannten Räume in höheren Zuständen nur in sehr secundärer Art Beziehungen darbieten. Ebenso ist der meist als »Tractus olfactorius« aufgeführte Stiel der Riechlappen noch nicht einem solchen entsprechend, wesshalb ich ihn Pedunculus genannt habe. Er stellt in seiner höchsten Ausbildung eine mit dem Sehnerven analoge Bildung vor. Ein von der ersten Entstehung übrig gebliebener Binnenraum, der mit dem Vorderhirn die Communication behält, zeichnet den Lobus olf. mancher Haie aus, während er bei anderen, wie auch bei Rochen solid ist. Dann ist auch immer der Stiel ein solides Gebilde.

Die Vorstellung näherer Zusammengehörigkeit von *Zwischen-* und *Mittelhirn* wird durch die Art des Auftretens des Daches des letzteren zwar beeinträchtigt, aber die Gemeinsamkeit der basalen Theile lässt dieses Verhalten mehr in den Hintergrund gelangen. Je mehr man sich durch die Thatsachen der Ontogenese und die Resultate der Vergleichung von der lange herrschenden Vorstellung eines aus an einander gereihten Blasen erfolgenden Aufbaues des Gehirnes befreit, desto deutlicher tritt aus jenen Instanzen eine *regionale Differenzirung* der Hirntheile hervor, für welche zunächst die peripherischen Gebiete der Nerven und die central damit verknüpften Complicationen durch Verbindungen mit anderen Bahnen in Betracht kommen. Jenes Gebiet aber wird constant vom N. opticus beherrscht. In Vergleichung mit den Cyclostomen ist das Zwischenhirn der Selachier in geringer Ausbildung. Seine bei den *Holocephalen* sehr beträchtliche Länge steht in Connex mit der Conformation des Craniums, die selbst wieder durch die gewaltige Ausbildung der Augen bedingt wird. Durch diese ist das Vorderhirn vom übrigen Hirn nach vorn gedrängt und die »Hirnstiele« sind damit in die Länge entfaltet.

Die Sonderung des Cerebellums vom Nachhirn giebt sich bei der Ausbildung beider durch die vom Nachhirn aus ins Cerebellum fortgesetzten Structuren kund, welche als Längszonen unterschieden wurden (BURCKHARDT). Durch diese bieten auch die Nerven des Nachhirns Verbindung mit dem Kleinhirn, dessen mächtige Entfaltung wohl auch daraus entspringt. Der bedeutende Umfang des Hinterhirns schon bei so niederen Formen veranlasste eine Umdeutung des Hirnes und ließ das Hinterhirn als Mittelhirn gelten (MIKLUCHO-MACLAY, Jen. Zeitschr. 1868), welcher Auffassung ich mich anschloss (1870), um sie später zu verlassen (1878). Dass ein Theil jener Deutung nicht unrichtig war, hat BURCKHARDT gezeigt.

Von den zahlreichen Schriften sei außer JOH. MÜLLER (Myxinoiden) erwähnt: W. BUSCH, De Selachiorum et Ganoideorum encephalo. Berol. 1848. TH. EHLERS, Die Epiphyse des Gehirns der Plagiostomen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. Suppl. v. MIKLUCHO-MACLAY, Beitr. z. vergl. Neurologie d. Wirbelth. Leipzig 1870. J. J. ROHON, Das Centralorgan des Nervensystems der Selachier. Denkschr. d. Wiener Acad. Math.-naturw. Cl. Bd. XXXVIII. L. EDINGER, Unters. über die vergl. Anat. d. Gehirns. I u. II. Frankfurt 1888—1892. S. auch C. v. KUPFFER, op. cit. C. RABL-RÜCKHARD, Der Lob. olf. impar der Selachier. Anat. Anz. Bd. VII. J. BOTAZZI, Il Cervello anteriore dei Selacei. Ricerche fatte nel laborat. di Anat. normale della Univers. di Roma. Vol. IV. p. 225. R. BURCKHARDT, Beitr. z. Morphologie des Kleinhirns der Fische. Arch. f. Anat. u. Phys. Suppl. 1897.

b. Ganoiden und Teleostei.

§ 202.

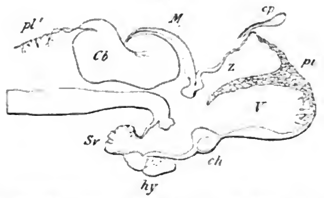
In anderer Art als bei den Selachiern erweist sich die Divergenz der Hirndifferenzirung bei den Ganoiden, an welche sich die Teleostei anschließen; allein der Aufbau erfolgt bei beiden auf dem schon bei Cyclostomen dargelegten Fundament, wie schon aus einer Vergleichung des Durchschnittsbildes eines Ganoiden- mit einem Cyclostomengehirn (Figg. 457, 453) deutlich hervortritt. Aber mit diesen Ähnlichkeiten sind doch auch bedeutende Differenzen gegeben, welche schon bei den Ganoiden eine weite Entfernung von den Selachiern ausdrücken. Auch unter sich bieten die Ganoiden Verschiedenheiten, aber wir können diese im Ganzen noch sehr unvollständig untersuchten Gehirnbildungen nur in der Kürze betrachten.

Am Vorderhirn macht sich schon bei *Ganoiden* ein minderes Volum bemerkbar und nur basale Theile (*Basalganglien*) empfangen größere Selbständigkeit. Der Binnenraum bleibt einheitlich, wenn auch die Decke eine Zweitheilung anzudeuten scheint. Vorn gehen die dicht neben einander gelagerten *Lobi olfactorii* ab, aus denen der starke Riechnerv entsteht. Jeder Lobus hält sich also hier im Anschluss an seine Entstehungsstätte und erhält auch von daher eine Fortsetzung des Ventrikels. Die Decke des Vorderhirns bleibt auf die erste epitheliale Schicht beschränkt und bildet mit der Gefäßhaut dieses Hirnabschnitts ein nur *membranöses Pallium*. Vom Vorderhirn bleibt somit nur der basale Theil in Ausbildung, die Decke wird verändert. Dieser Zustand ist bei Lepidosteus weniger, mehr bei den Stören (Fig. 457 *V*) in Übereinstimmung mit den Teleostei (Fig. 460). In Fig. 461 *c* sind die beiderseitigen Basalganglien im Querschnitt dargestellt; zwischen beide erstreckt sich der Ventrikelraum des Vorderhirns. Dieser Zustand setzt sich auch auf den folgenden dorsalen Abschnitt fort, hinter welchem die *Epiphyse* zur Oberfläche tritt, so dass er dem Zwischenhirn entspricht. Äußerlich sind beide Abschnitte nicht verschieden, während innen zwischen beiden eine Fortsetzung jenes Palliums sich basalwärts und nach hinten erstreckt (Fig. 457). Die Verkümmerung des Palliums bei einem Theile der Ganoiden und allen Teleostei ist an die geringe Ausbildung bei Selachiern anzuknüpfen. Es wird ja bereits bei diesen von anderen Hirntheilen in der histologischen Differenzirung übertroffen.

Basal giebt wieder die Chiasmaleiste eine Grenze ab. Dahinter erweitert sich das Infundibulum ventralwärts und endigt, die *Hypophyse* überlagernd, mit dem gebuchteten *Saccus vasculosus* (Figg. 457 *Sv*, 458).

Das *Zwischenhirn* birgt einen weiten Raum, den dritten Ventrikel, in welchen keine besonderen Einragungen stattfinden, wie es denn vom Vorderhirn wenig scharf gesondert ist. Am bedeutendsten ist die Sonderung an der aus dem membranösen Pallium des Vorderhirns fortgesetzten Decke (Figg. 457 *z*, 460). In der letzteren Figur ist die Zirbel (*Glp*) mit ihrem Adergeflechte der Decke angeschlossen.

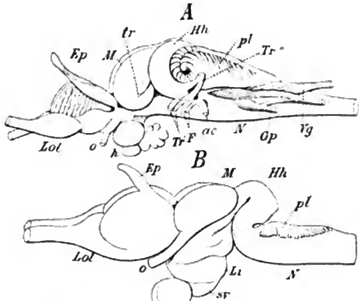
Fig. 457.



Medianschnitt des Gehirns von Acipenser ruthenus. *V* Vorderhirn. *z* Zwischenhirn. *M* Mittelhirn. *Cb* Cerebellum. *pl* Adergeflecht. *cp* Epiphyse. *pl'* Nachhirndecke. *ch* Chiasma. *hy* Hypophyse. *Sr* Sinus venosus. (Nach Goronowitsch.)

Am Infundibulum bestehen die schon von den Cyclostomen an als *Lobi inferiores* bezeichneten Buchtungen Figg. 458 *B*, 459 *li*, bei Teleostei in bedeutender Mannigfaltigkeit auch im Relief und in der sonstigen äußeren Erscheinung. Am Boden des Zwischenhirns, vor dem Infundibulum, bemerken wir bei Ganoiden (Fig. 457) das Chiasma opticum, welches bei Teleostei (Fig. 460 *Cho*) mit seinen sich kreuzenden Lamellengruppen einen bedeutenden Vorsprung darstellt.

Fig. 458.



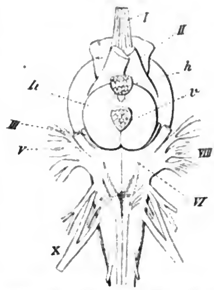
A Gehirn von Acipenser ruthenus. *B* Gehirn von Amia calva. Von der linken Seite. In *A* sind die Nerven mit angegeben. Vergl. Fig. 159. Andere Bezeichnung wie an vorhergehenden Figuren. (Nach N. Goronowitsch.)

Die Decke des Zwischenhirns erhält an ihrem hinteren Beginn die Commissura superior und schließt sich an das mit der Commissura posterior beginnende *Mittelhirn*. Es ward auch als *Lobus opticus* bezeichnet, da der Sehnerv von ihm ausgeht, vielmehr von seiner Oberfläche sich herab erstreckt (Fig. 458 *B*, *M*, *o*).

Die Decke des Mittelhirns (*Tectum opticum*) tritt in neue Beziehungen, welche vom *Hinterhirn* (Cerebellum) ausgehen. Vor der die Rautengrube vorn bedeckenden Markleiste

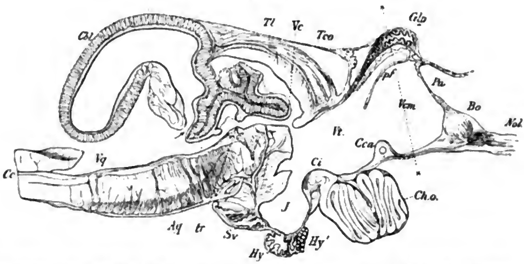
erstreckt sich beim Stör ein Gehirntheil einwärts gegen den Binnenraum und nimmt die Stelle ein, welche in frühen Stadien durch den die Grenze zwischen Urhirn und Rückenmark bezeichnenden Fortsatz gebildet ward. Dieser Fortsatz wird in jene Markmasse aufgenommen, derart, dass seine hintere Fläche in die hintere, seine vordere in die vordere des neuen Gebildes übergeht. Ein vom Markdache der Rautengrube ausgegangenes Gebilde entfaltet sich zum *Cerebellum*. Betrachten wir das Verhalten vom Stör. Es besteht hier in differentem Verhalten eines vorderen und eines hinteren Theils, welche wir schon bei Selachiern sich sondern sehen. Beim Stör und bei Teleostei findet ein ähnliches Anwachsen statt, allein es bleiben beide Theile bei Acipenser compact, während bei den Teleostei die Ausbildung von Binnenräumen stattfindet (Fig. 460 *Cbl*). Während eine Partie sich nach hinten ausdehnt, so dass sie direct in die Rautengrube ragt, tritt der vordere Abschnitt unter das Tectum opticum und nimmt, vorzüglich medial entfaltet, den hier befindlichen Raum ein (Teleostei, Fig. 460 *Vc*). Dieser vom Cerebellum ausgehende, zugleich die Verbindung mit

Fig. 459.



Gehirn von Gadus Merlongus von der Ventralseite. *li* Lobi inferiores. *h* Hypophyse. *v* Saccus vasculosus. Die Nerven sind mit römischen Ziffern unterschieden. (Nach BAUDELOT.)

Fig. 460.



Medianschnitt durch das Gehirn der Bachforelle. *Bo* Bulbus olfactorius. *Nol* Nervus olfactorius. *Vcm* Ventriculus medius. *Vt* Ventriculus tertius. *J* Infundibulum. *Vq* Ventriculus quartus. *Pa* Pallium. *Glp* Glandula pinealis. *pf* vordere Ausstülpung. *Cca* Commissura anterior. *Ci* Commissura inferior. *Ch.o* Chiasma. *Hy*, *Hy'* Hypophysis. *Sv* Saccus vasculosus. *Tco* Tectum loborum optic. *Tl* Torus longitudinalis. *Vc* Valvula cerebelli. *tr* Trochleariskreuzung. *Cbl* Cerebellum. *Aq* Aquaeduct. *Cc* Centralcanal. (Nach RABL-RÜCKHARD.)

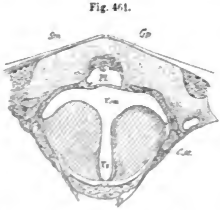
dem Mittelhirn darstellende Abschnitt wird *Valvula cerebelli* benannt. Bei den Knochenfischen ist das Verhalten jedoch nicht eine einfache Weiterbildung der

Störbefunde, der hintere Abschnitt ist bei den letzteren keine Lamelle mehr, sondern massiv, was auch vom vorderen, unter das Mittelhirndach sich einschiebenden Abschnitt gilt. Beiderlei Bildungen können zwar mit einander verglichen, aber nicht von einander abgeleitet werden. Dazu bedarf es eines niederen Zustandes, der jenem des Störes vorausging. Die bewahrte Einheitlichkeit des Cerebellums der Störe, wie sie sich auf dem Medianschnitt zeigt, bildet den bedeutendsten Gegensatz gegen die Knochenfische, wo die bei Acipenser nur angedeutete Sonderung (vergl. Fig. 447 mit Fig. 460) zur hochgradigen Entfaltung kam.

In der Schichtenbildung erhält sich der schon bei Selachiern herrschende Befund, und darin ist das Kleinhirn allen übrigen Abschnitten vorausgeeilt.

Das *Nachhirn* behält nur zuweilen noch eine bedeutende Länge und zeigt die mit dem Plexus chorioides bedeckte Rautengrube auch vorn mit einem ähnlichen Wulstrande, wie bei Selachiern. Aber während dieser beim Stör durch das nach innen entfaltete Cerebellum emporgehoben wird, ist der über ihn gethürmte Abschnitt des Cerebellums nach hinten eingesenkt. Darin spricht sich eine bedeutende Divergenz von den Selachiern aus.

Fig. 461.



Querschnitt durch das Vorderhirn der Bachforelle in der in Fig. 460 am Vorderhirn angegebenen, mit x x bezeichneten Linie. *Vcm* gemeinsamer, sich zwischen die beiden Corpora striata (*Cst*) fortsetzender Raum (*Vt*). *Sm* Pallium. *Gp* Zirbel. *Pl* Plexus chorioides. (Nach RABL-RÜCKHARD.)

In wie fern andere Ganoiden sich anschließen, ist nicht sichergestellt; wenigstens dürften *Polypterinen* sich anreihen, worauf ich alsbald zurückkomme. In der Decke bestehen manche zum Theil an die Tela chorioides geknüpfte Bildungen (vergl. Fig. 458 *B*, pl_1), die auch in ihrem Anschluss an das Cerebellum von diesem aus beeinflusst sind, wie z. B. die eigenthümliche Windung der Tela (Fig. 458 *A*, pl_1), welche beim Stör durch die Rückwärtskrümmung des vorderen Cerebellumtheiles (*Hh*) erzeugt sind.

L. STIEDA, Über das Rückenmark und Gehirn von Esox lucius. Dorpat 1861. Derselbe, Studien über das centrale Nervensystem der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XVIII. Derselbe, Über die Deutung der einzelnen Theile des Fischgehirns. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XXIII. E. BAUDELOT, Recherches sur le système nerveux des Poissons. Paris 1883. JS. STEINER, Über das Gehirn der Knochenfische. Sitzungsberichte der Berliner Acad. d. Wiss. 1886. Derselbe Über das Großhirn der Knorpelfische. Ibidem. A. SCHAPER. Die morphol. u. hist. Entwickel. d. Kleinhirns der Teleostei. Morph. Jahrb. Bd. XXI. E. SAUERBECK, Zum feineren Bau des Selachiergehirns. Anat. Anz. Bd. XII. C. J. HERRICK. Contrib. to the morphol. of brain of bony fishes. Journ. of comp. Neurolog. Vol. I. II. Derselbe. Brain of ganoid fishes. Ibidem. Vol. I.

c. Crossopterygier, Dipnoer.

§ 203.

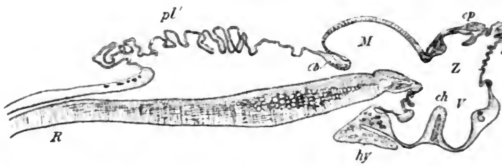
Die Mehrzahl der Ganoiden ließ bei manchen Besonderheiten im Ganzen doch eine zu den Teleostei führende Richtung erkennen, welche das Gehirn dadurch von höheren Zuständen seitwärts abgelenkt auffassen ließ. Bei den Crossopterygiern (Polypterus) kommt dagegen manches das Gehirn auf eine höhere Stufe Leitende zum Vorschein, wenn auch damit noch keineswegs ein directer Anschluss an solche vollzogen wird. Jedenfalls empfiehlt es sich, die hier auftretenden Zustände von jenen der anderen Ganoiden vorläufig auszuscheiden, da das Wenige und Unzulängliche unserer bisherigen Erfahrungen eher eine Trennung als eine Vereinigung motivirt.

Gemeinsam mit den übrigen Ganoiden sind jedoch schon manche Verhältnisse des *Vorderhirns*, dem die Lobi olfactorii direct angeschlossen sind, und zwar der ventralen Region desselben. Es enthält auch einen einzigen Ventrikel, lateral von dem Stammganglion begrenzt, und mit membranöser Bedeckung (GORONOWITSCH), so dass auch hier das Pallium im Reductionszustande besteht. Liegt darin noch keine Begründung der Separation von anderen Ganoiden, so findet sich solche doch in den folgenden Regionen. Die Zwischenhirngegend erscheint dorsal viel gestreckter und erinnert damit an Befunde bei Selachiern, indem ventral auch die Pedunculi cerebri vortreten. Das mit zwei Wölbungen versehene *Mittelhirn* ist durch jenes Verhalten weiter vom Vorderhirn entfernt, und da der einer Valvula cerebelli entsprechende Abschnitt, wie aus JOH. MÜLLER's Darstellung zu schließen ist, dahinter sich findet, dürfte dessen Erstreckung in das Mittelhirn nicht zu Stande gekommen sein. Eine den breiten Sinus rhomboidalis vorn quer abschließende Leiste hat gegen diesen einen Vorsprung entfaltet und stellt mit demselben das *Hinterhirn* vor. In diesem Verhalten der vorderen Umwandung der Rautengrube resp. der Cerebellarregion giebt sich ein Zustand zu erkennen, welcher von Selachiern ebenso weit entfernt ist wie von den übrigen Ganoiden, denn bei ersteren nimmt das Cerebellum eine rein dorsale Entfaltung, und bei den letzteren ist es mit seiner Valvularpartie in das Cavum des Mittelhirns eingedrungen.

Um Vieles bedeutender ist der Fortschritt bei den Dipnoern zu erkennen, bei welchen das *Vorderhirn* nicht nur zu einem beträchtlichen Volum in Vergleichung mit den übrigen Hirntheilen gelangt ist, sondern, was viel wichtiger, auch vollständige *Hemisphärenbildung* aufweist. Diese sind bei Protopterus, den wir hier als die am genauesten bekannte Form zu Grunde legen, von der Seite her etwas comprimirt, so dass das Vorderhirn höher als breit sich darstellt. In der geweblichen Differenzirung besteht ein Fortschritt. Jede Hemisphäre ist wieder in einen dorsalen und ventralen Abschnitt gesondert, beide äußerlich nur vorn und hinten durch eine Einsenkung abgesetzt. Von dem oberen Abschnitt setzt sich ein Lobus olfactorius fort, während der ventrale in eine unter jenem vorragende Wölbung übergeht (Lobus postolfactorius, BURCKHARDT). Die hintere Vorsprungsbildung ist als neue Bildung aufzufassen und soll einem *Lobus hippocampi* entsprechen, der durch Olfactoriusbahnen bereits eine besondere Structur besitzt. Die beiden Hemisphären sind vorwiegend nach vorn zu ausgedehnt und besitzen ihren Zusammenhang basal,

wo der unpaare Ventrikelraum vor der innen vorspringenden Chiasmaleiste eine schon bei Cyclostomen vorhandene Ausbuchtung bietet (vergl. Fig. 462). Dieser Raum hat nach vorn seinen Abschluss durch eine Verbindungsplatte beider Hemisphären, die Schlussplatte in höheren Zuständen. In ihr finden sich, wieder zu höheren Zuständen führend, zwei Commissuren (in der Figur sichtbar), davon die untere die vordere Commissur, die obere den Balken (BURCKHARDT), oder einen Vorläufer davon, wie auch bei Amphibien, vorstellt. Hier tritt dorsal das Adergeflecht von der Decke des dritten Ventrikels her in jede Hemisphäre und bildet in deren *Seitenventrikel* ein ausgedehntes, durch Faltungen dargestelltes Geflecht. Der Ventrikelraum setzt sich sowohl in den dorsalen als auch in den ventralen Theil fort und wird hinten von einer dünnen Lamelle des Hemisphärenmantels überlagert. Von der Basis her und weiterhin mehr an der medialen Seite

Fig. 462.



Medianschnitt des Gehirns von Protopterus annectens. (8:1.) *pl*, *pl'* Adergeflecht. *cp* Zirbel. *V* Vorderhirnraum. *Z* Zwischenhirnraum. *M* Mittelhirnraum. *ch* Opticusregion. *hy* Hypophyse. *Cb* Cerebellum. *R* Rückenmark. (Nach BURCKHARDT.)

bilden bedeutende Wandverdickungen das »Stammganglion«. In niederer Ausbildung treffen sich diese Verhältnisse bei Ceratodus, dessen Hemisphären nur sehr beschränkte Seitenventrikel einschließen.

In der folgenden Region begegnen wir in der Decke des dritten Ventrikels dem Adergeflecht, an dessen hinterer Grenze die manche Besonderheit darbietende *Epiphyse* sich erhebt, mit ihrem Stiele zunächst der Commissura posterior, vor welcher eine Commissura superior liegt. Die Seitenwände des dritten Ventrikels schließen sich vorn an das Vorderhirn an und tragen die Ganglia habenulae, während sie basalwärts das Gebiet der *Thalami optici* vorstellen. Median senkt sich der Ventrikelraum hinter der Chiasmaleiste (*ch*) in jenen des Infundibulum. Dieses endet nach hinten gerichtet mit dem Saccus vasculosus und verbindet sich ebenda mit einer mächtigen Hypophyse. Für die Region des *Mittelhirns* (Fig. 462 *M*) ergeben sich Anknüpfungen an Cyclostomen und Selachier, aber seine Wand ist bilateral verdickt, so dass sie nicht mehr einen weiten Ventrikel, sondern einen engen, nur vertical weiteren Canal umschließt (*Aquaeductus Sylvii*). Auch die Beziehung zum Sehnerv hat sich geändert, das Mittelhirn ist nicht mehr »Lobus opticus«. Ventral findet ein Anschluss an die Infundibularregion statt.

Was das *Cerebellum* betrifft, so treten an diesem wie am verlängerten Mark

wieder von Selachiern differirende Verhältnisse auf. Es scheint zwar wie bei anderen Fischen aus der queren Brücke hervorgegangen zu sein, die den vierten Ventrikel vorn bedeckt (Fig. 462 *Cb*), aber es bietet sich in zwei massiven, nach innen vorspringenden Hälften, welche lateral in die nach vorn und seitlich ausgezogene Nachhirnwand übergehen. Ihr Hinterrand setzt sich in die membranöse Decke (Fig. 462 *pl*) der Rautengrube fort. Die letztere zeigt wie das gesammte Nachhirn in der bedeutenden Längsentfaltung das primitive Verhalten.

Im Gehirn der Dipnoer prägt sich somit ein Gemisch von niederen und von höheren Zuständen aus. Die ersteren nähern sich mehr jenen, welche als Ausgangspunkt für die Gnathostomen gelten müssen, und betreffen am meisten die hinteren Regionen, während den aus dem Urhirn differenzirten Gebilden eine Annäherung an höhere Abtheilungen zukommt. Aber man darf desshalb doch nicht im Dipnoerhirn einen einfachen Übergang zu jenen erblicken, ein Stadium, welches von jenen durchlaufen wird, vielmehr haften den als »Vorläufer« höherer Befunde geltenden Einrichtungen wiederum so viele Besonderheiten an, dass der Vorstellung einer directen Fortsetzung in jene keine Begründung zu Theil wird.

Dieses Verhalten findet sich im Einklange mit der übrigen Organisation der Dipnoer, die ebenso wenig von jener der Selachier als der Ganoiden (Polypterus mit inbegriffen) abgeleitet werden kann. So wird auch an der Gehirnbildung gezeigt, dass schon in der uns unbekannten Vorfahrenreihe dieser Abtheilungen eine beträchtliche Divergenz sich entfaltet hat, von deren Einzelzuständen nur wenige sich in ihrer Enderscheinung bei Selachiern, Ganoiden, Crossopterygiern und Dipnoern uns erhalten blieben.

Am bedeutendsten spricht sich die Divergenz am *Cerebellum* aus, dessen Entwickelungsgang bei jenen Abtheilungen nicht einmal von der gleichen Örtlichkeit ausgeht. Während bei den Selachiern schon in sehr frühem Zustand an der das Hinterhirn darstellenden Platte (siehe oben) eine Einfaltung entsteht, welche einen größeren davor gelegenen Abschnitt abgrenzt, so kommt es bei Ganoiden (Stör) nicht zu einer solchen hinteren Abgrenzung und ebenso wenig bei den Dipnoern und damit wird ein den Cyclostomen ähnlicher Zustand fortgesetzt. Das Kleinhirn entsteht am Vorderrande der Rautengrubenwand selbst. Bei Selachiern nimmt die Sonderung dagegen an der vor der Einfaltung gelegenen Plattenportion Platz, in Form einer Erhebung, und es bleibt die quere Brücke an der vorderen Begrenzung der Rautengrube bestehen, ohne mit in das übrige Cerebellum aufgenommen zu werden. Diese Besonderheit gab MIKLUCHO-MACLAY Anlass zu der oben (S. 738) citirten, auch von mir vertretenen irrigen Deutung. Jedenfalls besteht hier eine noch nicht zu einem Ausgleiche gelangte Besonderheit. Wenn auch späteren Nachweisen zufolge die bei Selachiern eine quere Brücke darstellende Lamelle structurell zum Hinterhirn gehört, so ist doch die Entfaltung des größten Theiles des Hinterhirns von einer andern Stelle ausgegangen. Diese verschiedenen Verhältnisse besitzen einen Indifferenzzustand in frühen Stadien des Selachierhirns (vergl. S. 737), von welchem die verschiedenen Zustände hervorgehen.

Als eine Eigenthümlichkeit des Protopterus-Gehirns ist noch eine partielle Trennung des Lobus olfactorius in eine obere und eine untere Portion anzuführen.

Eine Ausbreitung des *Saccus endolymphaticus* über der Decke des vierten Ventrikels wird beim Gehörongan behandelt.

Bezüglich des *Polypterus*-Gehirns verweise ich auf JOH. MÜLLER. Abbildungen

hat außer jenem WIEDERSHEIM gegeben: Lehrbuch der vergl. Anat. 2. Aufl. Eine genauere Untersuchung steht noch aus.

Für die *Dipnoer* ist die umfassendste Arbeit R. BURCKHARDT, Das Centralnervensystem von Protopterus annectens. Berlin 1892. Ebenda ist auch die übrige Literatur verzeichnet.

Vorherrschaft des Vorderhirns.

Amphibien und Sauropsiden.

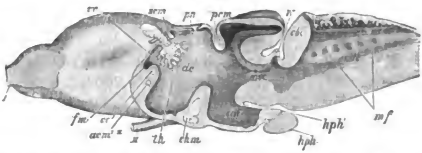
§ 204.

Von nun an ergiebt sich innerhalb der Abtheilungen der Vertebraten eine mindere Divergenz der Gehirnform; und mit den Amphibien beginnt eine aufsteigende Reihe, in welcher mit vielerlei, in engeren Kreisen waltenden Formveränderungen doch derselbe Grundzug im Allgemeinen beibehalten bleibt. Es sind im *Vorderhirn* sowohl basale Theile als auch das Pallium in bedeutenderer Entfaltung, und die Scheidung in zwei *Hemisphären* bleibt allgemein, wodurch an Zustände bei Dipnoern erinnert wird. Die mediane Trennung erstreckt sich von vorn weit nach hinten, indem die Ausbildung der Hemisphären von hinten nach vorn zu erfolgt ist. Die *Lobi olfactorii* sind in geringer Abgrenzung von den Hemisphären, so dass sie in Gestalt des vorderen Abschnitts derselben sich darstellen, in welchen die Seitenventrikel fortgesetzt sind. Eine etwas deutlichere Sonderung von den Hemisphären ist bei Gymnophionen vorhanden, während die Anuren durch eine mediane Concrescenz beider Lobi olfactorii sich auszeichnen. Bemerkenswerthe Sonderungen ergiebt die hintere Region der Hemisphären. Hier stellen sie sich nicht nur verbreitert dar, sondern sind auch nach der Zwischenhirnregion ausgedehnt, und dabei auch etwas nach abwärts entfaltet. Weiter gesondert sind diese Verhältnisse bei den Gymnophionen, welche ebenda auch einen abwärts gekrümmten Wulst besitzen (*Lobus temporalis*, BURCKHARDT), der Anfang einer erst bei den Reptilien wieder auftretenden Bildung, die in dem »Lobus hippocampi« des Protopterus bereits einen etwas anders beschaffenen Vorläufer hat. In diesen Einrichtungen liegt der Beginn wichtiger regionaler Differenzirungen des Vorderhirns, welche mit dem Gebiete des Olfactorius im Zusammenhang stehen. An der Grenze gegen das Zwischenhirn setzt sich dessen Ventriculus tertius in den in der Regel nur kurzen einheitlichen Ventrikel des Vorderhirns fort, in welchen auch das Adergeflecht des dritten Ventrikels übergeht, um sich durch eine seitliche Öffnung in die Seitenventrikel zu begeben. Die Verbindung beider Hemisphären besteht in einer medianen Schlussplatte (s. Fig. 463), welche die *Commissuren* enthält und lateral in die Wand der Hemisphäre fortgesetzt ist. Hier ist eine präcommissurale Area zu unterscheiden. Von den beiden Commissuren ist die ventrale die C. anterior (*acm*); eine dorsale (*cc*) lagert über ihr. Sie pflegt als Balken (*Corpus callosum*) (Fig. 464 *cal*) aufgefasst zu werden, ist aber wie jener von Protopterus nur eine Commissur der Area praecommissuralis.

Durch die Ausdehnung der Hemisphären ist das *Zwischenhirn* nur zum geringen Theil auf der Oberfläche bemerkbar (Fig. 463) und zeigt hier die meist reich

gefaltete membranöse Decke mit der gestielten Epiphyse (E) von Adergeflecht umgeben, welche sich bei manchen (Salamandrinen, Gymnophionen) auch noch in die Spalte zwischen beiden Hemisphären eine Strecke weit fortsetzt. Der Binnenraum dehnt sich abwärts und zeigt an seiner vorderen und unteren Wand, wie gering in der Medianebene die Veränderungen gegen die niederen Zustände sind (vergl. Fig. 463 mit Fig. 462). Die Seitenwände des 3. Ventrikels sind von bedeutender Stärke und stellen *Thalami optici* vor, in denen die sonst mehr auf das Innere beschränkte Ganglienzellenmasse an einer Stelle bis an die Oberfläche reicht

Fig. 463.



Sagittalschnitt durch das Gehirn von **Rana esculenta.** *vc* Ventriculus communis. *fm* Foramen Monroi. *cc* Corpus callosum. *acm*[I II] vordere Commissur. *scm* obere Commissur. *pn* Zirbelstiel. *pcm* hintere Commissur. *th* Thalamus opticus. *dc* dritter Ventrikel. *chm* Chiasma opticum. *inf* Infundibulum. *hph*, *hph'* Hypophysis. *aqc* Aquaeductus. *cbl* Cerebellum. *mf* Medullarfalten. *I*, *II*, *IV* Kopfnerven. (Nach Osborn.)

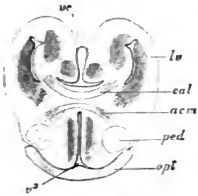
und hier die äußerlich nicht vortretenden Ganglia habenulae vorstellt. Auch eine mehr basale Sonderung von Ganglienzellen zu einer Gruppe ist beachtenswerth, da sie durch den von ihr ausgehenden Faserverlauf einem erst in höheren Abtheilungen äußerlich erscheinenden Gebilde (Corpus geniculatum laterale) entspricht. Von der Oberfläche der Thalami ziehen Faserzüge basalwärts und treten zu dem oberflächlicher liegenden Chiasma, welchem gegen den Ventrikel zu gleichfalls eine Leiste entspricht (Fig. 463 *chm*).

Für das *Mittelhirn* ergiebt sich die gewölbte Decke nur mit Andeutung einer Längsfurche am hinteren Abschnitt bei Gymnophionen, sonst, wie schon bei Selachiern, mit einer vollständigen medianen Scheidung in zwei Hügel (*Corpora bigemina*), von sehr verschiedenem Umfang und auch in der Gestalt verschieden. Ein engerer, auf Strecken spaltähnlicher Binnenraum (Aquaeductus Sylvii), verhält sich einfacher bei Urodelen, weitet sich aber bei Anuren in beiden Hälften aus, welche Räume dann durch einen engeren Canal mit dem medianen Raume zusammenhängen.

Das *Cerebellum* bleibt auf einer niederen Stufe, wie bei Dipnoern, indem es nur als schmale, schräg aufgerichtete Lamelle erscheint (Fig. 463 *cbl*), gegen welche das Mittelhirn sich drängt. Aber an dieser Lamelle sind nicht selten zwei stärkere Stellen vorhanden, die eine bilaterale Sonderung andeuten, und die nach oben, resp. vorn gerichtete Seite trägt eine *corticale Schicht* von bestimmter Structur. Größere Differenzen ergeben sich am *verlängerten Mark*, vor Allem an dessen Ausdehnung und der davon abhängigen Ausdehnung des 4. Ventrikels, den eine gefaltete Gefäßdecke überkleidet. Am bedeutendsten ist er bei Menobranchus, auch

sonst z. B. bei Triton ist er noch ansehnlich; im Übrigen geht er mit allen Abstufungen in eine die Verkürzung des Nachhirns begleitende unansehnlichere Räumlichkeit über, wie sie allgemeiner bei Anuren als Regel erscheint (Fig. 460).

Fig. 464.



Querschnitt des Gehirns von Rana durch die Commissuren. *lv* Seitenventrikel. *cal* hinterer Theil des Corpus callosum. *acm* vordere Commissur. *ped* Pedunculi cerebri. *opt* Opticus. *v3* Ventriculus tertius. *vc* Ventr. communis. (Nach Osborn.)

Diese Zusammenziehung des Nachhirns geht aber allgemein aus einem gestreckteren Zustand hervor, den noch die Larven der Amphibien besitzen und der auf den ursprünglichen hinweist. Durch die Ausdehnung des Mittelhirns nach hinten, wie sie auch in einer Überlagerung des Ventrikels sich bekundet, wird nicht bloß die Cerebellumplatte bei vielen Amphibien gebuchtet (Gymnophionen), sondern es tritt auch die vordere Seitenwand jenes Ventrikels in eine nach vorn gerichtete Ausbiegung, wie solches schon bei Selachiern, hier allerdings durch das Cerebellum hervorgerufen, vorkommt. Im Innern des Ventrikels bestehen in geringerer Zahl als bei Selachiern die Markvorsprünge, welche dort Lobi nervi vagi benannt worden sind (vergl. Fig. 460).

Außer Goette (Unke, op. cit.), Stieda (op. cit.) und Edinger (op. cit.): E. Reissner, Der Bau des centralen Nervensystems der ungeschwänzten Batrachier. Dorpat 1864. M. Köppen, Zur Anat. d. Froschgehirns. Arch. f. Anat. 1888. H. F. Osborn, The Origin of the corpora call. Morph. Jahrb. Bd. XII. Derselbe, Amphibian brain studies. Journal of Morph. Vol. II. R. Burckhardt, Untersuch. am Hirn u. Geruchsorgan von Triton u. Ichthyophis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LII. L. Stieda, Studien über d. centr. Nervensystem der Wirbelth. Ibidem. Bd. XX. Derselbe, Centrales Nervensystem des Axolotl. Ibidem. Bd. XXV. P. A. Fish, The central nervous system of Desmognathus fusca. Journal of Morphol. Vol. X.

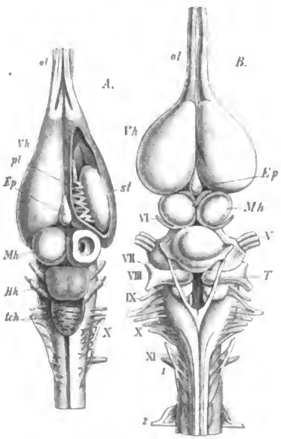
§ 205.

Unter den Sauropsiden erscheint bei den niederen Abtheilungen in der Configuration noch Manches an Amphibien Erinnernde, aber im Einzelverhalten besteht auch schon da höhere Ausbildung und sogar eine gewisse Divergenz. Das *Vorderhirn* ist unter den *Reptilien* bei Lacertiliern von relativ geringerem Umfang, nur wenig gegen den vor ihm befindlichen Lobus olfactorius abgesetzt; etwas ansehnlicher zeigt es sich bei Schildkröten, am meisten bei Crocodilen, bei welchen der Lobus olfactorius eine allmähliche Fortsetzung aus dem Vorderhirn darstellt (Figg. 465, 466 *B*). Das Vorderhirn überlagert bei Allen fast vollständig das Zwischenhirn (am wenigsten bei Schildkröten) und erstreckt sich mit seinem bei Crocodilen verbreiterten hinteren Theil in einen ventral und einwärts gekrümmten Abschnitt, welcher einen *Musc. hippocampi* vorstellt (Rabl-Rückhard, Fig. 466 *A*), eine Ausbildung jenes Zustandes, den wir oben bei Protopterus in einem eigenartigen Beginn, bei Gymnophionen auf etwas vorgerückterer Stufe sahen. Von

einem, bei Schildkröten nicht unbedeutenden, bei anderen viel geringerem einheitlichem Ventrikel des Vorderhirns aus geht jederseits ein Foramen Monroi in die betreffende Hemisphäre, zu dem nach vorn wie nach hinten ausgedehnten Seitenventrikel. Dessen vorderer Raum setzt sich gerade in den Riechlappen fort, indess der hintere nach außen und abwärts gekrümmt ist.

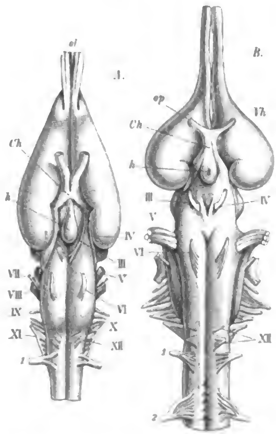
Der Raum des Seitenventrikels scheidet den Mantel von der basalen Region, von welcher die sehr ansehnlichen Stammganglien (Fig. 465 *A*, *st*) mit gewölbter

Fig. 465.



Gehirne von Reptilien, von oben. *A* von **Alligator** (nach Rabl-Rückhard). *B* von **Emys europaea** (nach Bojanus). *T* Taenia medullaris. *tch* Tela chorioides. *Ep* Epiphysis. *pl* Plexus chorioides. *1. 2* Spinalnerven. Die übrigen Buchstabenbezeichnungen wie an früheren Figuren. Römische Zahlen = Gehirnnerven.

Fig. 466.



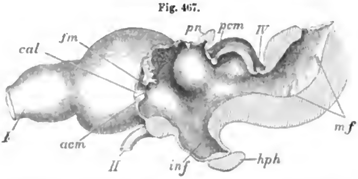
Dieselben Gehirne von unten. *h* Hypophyse. Übrige Bezeichnungen wie vorher.

Oberfläche in jenen einragen. Sie bilden den größten Theil des Gesammtvolums der Hemisphären und nehmen, je weiter nach vorn, desto mehr eine laterale Lage ein, indem ihre Verbindung mit den Hemisphären von der Basis auf die Seitenwand rückt (Fig. 468). Das Pallium ist bei Schildkröten und Lacertiliern von geringerer Dicke, als es bei Amphibien erschien, am meisten verdünnt ist es bei Crocodilen (Fig. 469). Aber mit dieser anscheinenden, mit der Ausbildung der Stammganglien in Connex stehenden Reduction ist eine wichtige Sonderung verknüpft, die Entstehung einer structurell ausgezeichneten *Rindenschicht* (Stieda) *von grauer*

Substanz, auf deren große Bedeutung wir bei den Säugethieren zurückkommen werden. Das Commissurensystem des Vorderhirns steht, so weit es den Hemisphärenmantel betrifft, noch auf einer den Amphibien ähnlichen Stufe, indem das Corpns callosum eine sehr schwache Ausbildung besitzt und auch die Commissura posterior noch nahe anlagert (Schildkröten, Fig. 468). Vor und hinter dem Faserbündel des Corpns callosum verlaufen mikroskopische Nervenfaserzüge abwärts, welche wahrscheinlich auf den Beginn einer erst später ausgebildeten Einrichtung, den *Fornix*, zu beziehen sind (OSBORN). Sie repräsentiren eine Commissura hippocampi, die hier der hauptsächlichste Theil des Balkens ist.

Dem *Zwischenhirn* kommt durch sein Verhalten zu den Hemisphären des Vorderhirns nur eine geringe oberflächliche Lage zu. Es ist nur die Epiphyse, welche vom Dache her zwischen Hemisphären und Mittelhirn sich vordrängt (Fig. 467 *pn*), während die übrige Decke zwischen den ersteren eingeschlossen ist. Der dritte Ventrikel senkt sich zu einem wie sonst nach hinten gerichteten Infundibulum, welchem sich die Hypophyse (*hph*) anschließt. Bei den Schildkröten bietet die Infundibularregion noch Ähnlichkeiten mit jener der Amphibien (vergl. Fig. 467 mit Fig. 463), aber die bei den Ichthyopsiden ausgeprägte Chiasmaleiste hat sich bedeutend verflacht, und der vor ihr befindliche Recessus ist zu einem unbedeutenden Raume geworden. Darin äußert sich eine Reduction primitiver Zustände. In der Seitenwand des dritten Ventrikels ziehen basal die Pedunculi cerebri, während darüber und etwas hinterwärts die *Thalami optici* äußerlich vorspringen und medial den Ventrikelraum verengen.

Fig. 467.



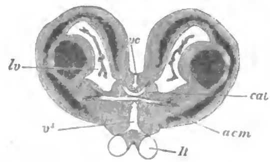
Sagittalschnitt durch das Gehirn von Emys europaea. Bezeichnung wie in Fig. 463. (Nach OSBORN.)

Die Region des *Mittelhirns* tritt mit zwei Hemisphären an die Oberfläche und zeigt darin den bei Amphibien noch nicht allgemein durchgeführten Sonderungsprocess beendet. Wie schon bei einem Theil der Amphibien, erstreckt sich der mediane Binnenraum (Aquaeductus Sylvii) lateralwärts unter die Decke der beiderseitigen Prominenzen.

Viel bedeutender sind die am *Hinterhirn* auftretenden Veränderungen. Es stellt im niedersten Befund eine lateral schmale, medial verlängerte Platte vor, deren freier Rand in die Decke des vierten Ventrikels fortgesetzt ist und zugleich nach oben sich richtet (Lacertilier). Voluminöser ist die Platte bei Schildkröten (Fig. 465 *A*), behält aber dabei die schmale laterale Verbindung mit dem Nachhirn, so dass man sagen kann, dass eine vorwiegend mediale Volumsentfaltung mit der Richtung nach hinten zu besteht. Diese gewinnt bei Crocodilen an Umfang, indem die Platte in bedeutender Krümmung sich darstellt (*B*). Sie umfasst damit eine von

der Rautengrube sich in sie fortsetzende Höhlung, und dieser gemäß besitzt der mediale Abschnitt eine bedeutendere Wölbung als die beiden lateralen, wozu noch am hinteren medialen Abschnitte eine leichte Querfurche kommt. Nachdem wir von den Amphibien her wissen, dass die Oberfläche des Cerebellums von grauer Rindenschicht dargestellt wird, erblicken wir in der Gestaltung des Kleinhirns den *Ausdruck einer Oberflächenvergrößerung zu Gunsten der Vermehrung der in der Rinde vorhandenen Apparate*; daher die mediane Verlängerung des Hinterrandes und daher auch die Wölbung.

Fig. 468.



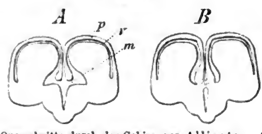
Querschnitt des Gehirns von Emys europaea. *II* Opticus. Andere Bezeichnung wie in Fig. 464. (Nach OSBORN.)

Am *Nachhirn* erscheint die Verkürzung wenig weiter als bei vielen Amphibien, so dass es nur gegen niedere Zustände derselben contrastirt. Aber es erscheint an ihm eine bedeutende ventrale Wölbung, durch die ihm eine Krümmung zu Theil wird (Fig. 467). Dabei erhält sich der Ventrikelraum noch ziemlich weit, besonders unterhalb des Cerebellums, und zeigt lateral die gegen Amphibien geminderten Vorsprünge der Lobi nervi vagi.

Außer STIEDA, OSBORN (l. cit.) und EDINGER (l. cit.) s. L. STIEDA, Über d. centr. Nervensyst. der Schildkröte. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXV. H. RABL-RÜCKHARD, Das Centralnervensystem des Alligators. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. Derselbe, Einiges über das Gehirn der Riesenschlange. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVIII. O. D. HUMPHRY, On the brain of the snapping turtle (Chelydra serpentina). Journal of comp. Neurol. 1894. C. L. HERRICK, Topogr. and Histolog. of the brain of certain Reptiles. Journal of comp. Neurol. Vol. III.

Im Gehirn der Vögel sind weitere Ausbildungen der bei Reptilien bestehenden Verhältnisse gegeben, in derselben Richtung, die sich schon innerhalb der Reptilien, und noch mehr aus der Vergleichung der letzteren mit den Amphibien ergiebt. Das *Vorderhirn* bildet mit seinen Hemisphären den bedeutendsten Theil, aber seinen Umfang verdankt es der mächtigen Entfaltung der *Stammganglien*, welche eine ansehnliche Strecke mit der Hemisphärenwand zusammenhängen und so gleichsam an der lateralen und oberen Seite der Hemisphären äußerlich sichtbar sind. Das Pallium dagegen ist durch jene Ausbildung der Stammganglien mehr auf den kleinsten Theil der Hemisphärenoberfläche, auf deren mediale Seite beschränkt, und bedeckt hier einen mehr vertical ausgedehnten Seitenventrikel (vergl. Fig. 472 *lv*). Der Reduction des Palliums gemäß ist dessen schon von A. MECKEL erkannte Commissur

Fig. 469.

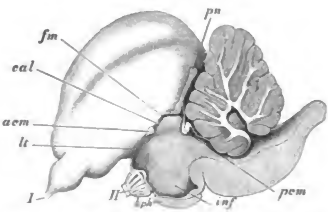


Querschnitte durch das Gehirn von Alligator. *A* hinterer Schnitt. *B* vorderer Schnitt. *p* Pallium. *r* Seitenventrikel. *m* Monroi'sches Loch. (Nach RABL-RÜCKHARD.)

(*Corpus callosum*) in gleichem Verhalten, an Stärke noch unter die bei Reptilien bestehenden Befunde herabgedrückt. Der *Commissura anterior* (Fig. 470 *acm*) dagegen kommt ein ähnliches Verhalten mit den Reptilien zu, doch fehlt ihr, wie unter den Schildkröten, die olfactorische Portion. Die Oberfläche der Hemisphären ist glatt, mit einigen leichten, bestimmte Stellen auszeichnenden Furchen versehen, welche wulstartige Regionen abgrenzen, nach einzelnen Abtheilungen verschiedener Anordnung. An der Basis sind die Hemisphären durch eine Furche gegen die kurzen Hirnstiele abgesetzt. Vorn und abwärts sitzen den Hemisphären die Lobi olfactorii an, welche einen kurzen Riechnerven entspringen lassen.

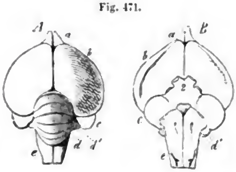
Das wie bei Reptilien zwischen die Hemisphären eingedrängte *Zwischenhirn* lässt von seiner dünnen Decke die gestielte Epiphyse (*pn*) hervorgehen. Am Boden ist das Infundibulum zu einem geringen Divertikel umgestaltet, das nur durch die Richtung seines Endes (*inf*) noch eine Spur des Verhaltens bei Reptilien erkennen lässt. Ebenso ist die Chiasmaleiste im Verschwinden (Fig. 470), da das Chiasma selbst an die Oberfläche tritt; zu ihm verlaufen breite Tractus optici, welche zum Theil von den schwach ausgeprägten Thalami kommen. Viel bedeutender ist das *Mittelhirn*. Wie bei Reptilien durch zwei Hemisphären (Corpora bigemina) gebildet, wird es durch die Ausbildung des Cerebellums nach beiden Seiten gedrängt (Fig. 471 *c*), so dass der mittlere Abschnitt eine dünne Decke über dem Binnenraum vorstellt, der mit dem 3. Ventrikel zusammenfließt. Gemeinsam mit den Reptilien ist aber auch hier eine Fortsetzung der medianen Cavität in die beiden seitlich prominirenden Hügel.

Fig. 470.



Sagittalschnitt des Gehirns von Anas boschas. *lt* Lamina terminalis. *cal* Corpus callosum. Andere Bezeichnung wie in Fig. 463. (Nach Osborn.)

Fig. 471.

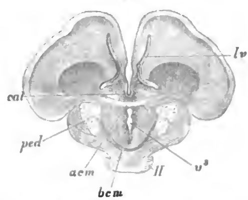


Gehirn des Haushuhns. *A* von oben. *B* von unten. *a* Bulbi olfactorii. *b* Hemisphären des Vorderhirns. *c* Mittelhirn. *d* Hinterhirn. *d'* Seitentheile desselben. *e* Nachhirn. (Nach C. G. Carus.)

Die am *Cerebellum* der Reptilien angebahnte, nur auf verschiedenen Stufen erkennbare Oberflächenvergrößerung ist bei den Vögeln zu einer bedeutenden Höhe gelangt. Man erkennt noch auf dem Medianschnitte, dass dem sehr voluminösen Cerebellum (Fig. 470) eine gekrümmte Lamelle zu Grunde liegt, wie sie auch ontogenetisch in diesem Zustande an den Reptilienbefund erinnert. Aber aus diesem entsteht der höhere, indem die Oberfläche der gewölbten Platte sich in queren Leisten erhebt. Diese

sind am bedeutendsten in der medianen Gegend und werden nach der Seite hin sowohl niederer als auch schmaler, wodurch die seitlichen Theile vom medialen als Vorsprünge sich etwas abzusetzen pflegen. Die Querleisten sind theilweise ramificirte Fortsätze der gewölbten Platte, aus deren Grund weiße Markleisten sich in die Lamellen begeben, bedeckt von einer starken Lage grauer Substanz (Kleinhirnrinde). Die ursprüngliche Platte ist durch diese Veränderung ihrer Oberflächenschicht wenig alterirt. In ihr besteht die innerste weiße Substanzschicht fort als Wand eines von ihr umschlossenen Raumes, welcher wie bei den Reptilien vom 4. Ventrikel ausgeht (vergl. Fig. 467). Zuweilen ist er nur durch eine schmale Spalte vorgestellt. Durch die auf dem Medianschnitt ersichtliche bedeutende Ausdehnung des Cerebellums ist nicht nur die schon oben hervorgehobene Verdrängung des Mittelhirns nach beiden Seiten erfolgt, sondern das Cerebellum legt sich auch über die Rautengrube und bettet sich besonders mit seinen tiefsten vordersten Querleisten in dieselbe ein, von deren Boden nur durch das dünne Blättchen geschieden, welches zur Medianverbindung der beiden Hälften des Mittelhirns sich erstreckt.

Fig. 472.



Querschnitt durch das Gehirn von Anas boschas. *II* Opticus. *bcm* basale Commissur. Andere Bezeichnung wie in Fig. 461. (Nach Osborn.)

An dem noch mehr als bei den Reptilien verkürzten *Nachhirn* macht sich auch die dort bestehende ventrale Wölbung geltend, wodurch der Übergang zum Rückenmark noch mehr als bei Reptilien markirt wird. Am plexusbedeckten 4. Ventrikel pflegt von oben die Überlagerung durch das Cerebellum leicht sichtbar zu sein. An seiner inneren Wand sind die noch bei Reptilien vorkommenden Vorsprünge verschwunden. So schließt mit den Vögeln auch in der Gehirnstructur eine Reihe von Zuständen ab, die bei Amphibien beginnend durch die Reptilien verlief, aber nicht zu den Säugethieren sich fortsetzt.

Über das Gehirn der Vögel siehe Swan (op. cit.), Owen (Elements), C. G. Carus, A. Meckel in J. F. Meckel's deutschem Archiv für Physiologie. Bd. II, Osborn (l. c.). L. Stieda, Studien über das centrale Nervensystem der Vögel und Säugethiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIX. A. Bumm, Das Großhirn der Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII. C. H. Turner, Morphol. of the Avian brain. Journal of comp. Neurol. Vol. I.

Säugethiere.

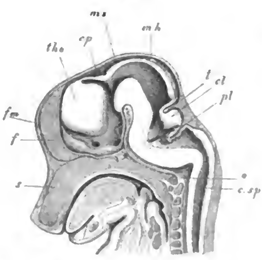
§ 206.

Die bei Dipnoern und Amphibien hervorgetretene Ausbildung des Vorderhirns führt bei den Säugethieren zu anderen Structuren, als sie bei den Sauropsiden sich kundgeben, wenn auch in der übrigen Hirnstructur die fundamentalen Zustände keineswegs verschwinden. Die aus dem medianen primitiven Vorderhirn

seitlich sich ausbildenden Hemisphären entfalten sich zu den bedeutendsten Theilen des gesammten Gehirns, daher man sie zusammen *Großhirn* benannt hat. Von jeder Hemisphäre geht ein *Lobus olfactorius* aus, welcher seine Lage am Vorderende durch die Ausbildung des ersteren mit einer basal weiter nach hinten gerückten vertauschte. Vom Lobus olfactorins entspringen die Riechnerven. In den Binnenraum tritt jederseits von der Basis her die Masse des als *Corpus striatum* bekannten Stammganglions vor.

Wie schon von den Amphibien an, ist das in zwei Hemisphären getheilte Vorderhirn in medianem Zusammenhange, indem vorn die ursprüngliche *Schlussplatte* des Binnenraums als Verbindung der Hemisphären sich erhält. Sie setzt sich in basale Theile fort, während dorsal eine Trennung durch die eindringende Chorioides wie bei den übrigen Gnathostomen geschieht, eine schräge Spalte als Zugang zu dem Seitenventrikel hervorbringt. Wie schon bei einem Theile der Sauropsiden, beginnt ein Wachsthum der hinteren Hemisphärentheile nach abwärts und zugleich nach hinten, aber auch nach vorn zu, so dass in dieser Richtung eine bedeutende Volumsentfaltung zu Stande kommt, die einen *Lobus temporalis* repräsentirt, sowie man in den schrägen, von der Schlussplatte zu nach vorn sich fortsetzenden Hemisphären einen Frontallappen sehen muss. Schon die Monotremen besitzen diesen Befund (vergl. Fig. 475), welcher bei den Sauropsiden vermittelt wurde.

Fig. 473.



Kopf eines Schweinsembryo von 2,9 cm Länge im Medianschnitte. *s* Septum nasale. *o* Occipitale basilare. *c.sp* Centralcanal des Rückenmarks. *pl* Tela chorioides des 4. Ventrikels. *cl* Cerebellum. *t* Tentorium cerebelli. *mh* Mittelhirn. *ms* mittlerer Schädelbalken. *cp* Commissura posterior. *tho* Thalamus opticus. *fm* in der Fortsetzung der Linie das Foramen Monroi mit dem Anfange der Fissura transversa cerebri. *f* Falx cerebri, einen Theil der rechten Hemisphäre verbergend. Hinter ihr ist die Lamina terminalis sichtbar, wie sie zum Boden des 3. Ventrikels zieht. (Nach KÖLLIKER.)

Mit der Krümmung wird auch die Eingangsspalte, deren vorderes Ende das Monro'sche Loch (Fig. 473) vorstellt, in Bogenform gebracht, und manches Andere ist damit in Verknüpfung. Davon tritt am meisten die Beziehung zum *Zwischenhirn* hervor, dessen Seitentheile, die *Thalami optici*, jetzt vielmehr von den Großhirnhemisphären umfasst werden, so dass sie völlig zwischen ihnen zu liegen kommen und auch dorsal davon überdacht sind. Die beiden Sehhügel begrenzen den dritten Ventrikel als spaltenartigen Raum, welcher sich basal in das gegen Amphibien und Reptilien schwächere Infundibulum fortsetzt. Zur Seite davon ziehen Hirnstiele und median befindet sich das Chiasma, welches nicht mehr so bedeutend nach innen ragt wie bei Amphibien und Reptilien.

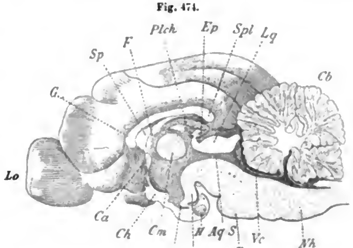
Das *Mittelhirn* erhält sich nur noch ontogenetisch mit seinem Dache in oberflächlicher Lage in der Scheitelregion und wird schon bei Monotremen vom Vorderhirn überdeckt.

Aber die ursprünglich dünne Decke kommt zu einer viel bedeutenderen Mächtigkeit (Fig. 474 *Lq*), womit zugleich der Umfang des ersten ontogenetischen Zustandes allmählich zurücktritt. Dabei wird der ursprünglich weite Binnenraum zu einem engen Canal reducirt, der Sylvi'schen Wasserleitung. Dessen Decke bildet die *Vierhügelplatte*.

Für das *Cerebellum* knüpfen die ersten ontogenetischen Zustände wieder an niedere Formen an. Es bildet eine quere, sehr bald verstärkte Platte über dem vorderen Theile des 4. Ventrikels. Die Verdickung scheint vorzüglich vorn und unten stattzufinden, mit welchem Theile ein in den Raum des Mittelhirns einragender Vorsprung entstehen kann (Katze, MARTIN). Das würde an Zustände erinnern, denen wir beim Stör begegnet sind, und die bei Teleostei sich weiter ausbildeten. Hiervon jenes Verhalten abzuleiten, erscheint jedoch nicht statthaft.

In weiterer Ausbildung entsteht eine Verdickung der beiden Hälften der Platte, wodurch an der Unterseite eine mediane Längsrinne entsteht (Kaninchen, KÖLLIKER), zugleich aber auch ein von den Sauropsiden abweichender Entwicklungsgang kund wird. Der dort vorhandene, durch dorsale Wölbung der Platte entstandene Binnenraum, welcher sich auch noch bei Vögeln erhält, kommt bei den Säugethieren nicht zum Vorschein, wie auch der erste Zustand keine dorsal gewölbte Platte vorstellt. Wir können daher auch für das Cerebellum der Säugethiere den phylogenetischen Ausgangspunkt nur bei tiefer als die Sauropsiden stehenden Formen finden, wie sie bei Amphibien sich finden. Wenn dann aber bei Säugethieren leistenförmige Erhebungen als Vergrößerungen der Oberfläche, ähnlich wie bei Vögeln entstehen, schon bei Monotremen in reicher Entfaltung, so spricht sich darin nur eine Convergenzerscheinung aus, wie aus der Verschiedenartigkeit des Ausgangspunktes hervorleuchtet. Beiderlei Befunde können aber auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt zurückgeführt werden.

Fig. 474.



Medianschnitt des Gehirns von Felis catus. *Lo* Lobus opticus. *Cm* Commissura media. *Ca* Commissura anterior. *G* Genu. *Spl* Splenium. *F* Fornix. *Plch* Plexus chorioides. *Ep* Epiphyse. *Lq* Lamina quadrigemina. *Ch* Chiasma. *J* Infundibulum. *C* Corpusculum mammillare. *H* Hypophysis. *AqS* Aquaeductus Sylvii. *Vc* Valvula cerebelli. *Cb* Cerebellum. *Nh* Nachhirn. *P* Pallium. *Sp* Septum pellucidum (Nach WILDER.)

Am *Nachhirn* erhält sich auch bei Säugethieren ein Rest des primitiven Verhaltens in der bedeutenderen Länge, die es in frühen ontogenetischen Stadien besitzt. Ein Verkürzungsprocess vollzieht sich auch hier noch, wenn er auch bei der phylogenetisch erworbenen Verkürzung in der Anlage weniger hervortritt. Diesem Umstande entspricht auch die beschränktere Räumlichkeit des

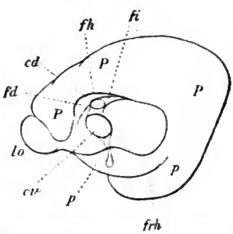
4. Ventrikels. Dessen Decke (Tela chorioides ventriculi quarti) bildet anfänglich einen vollständigen Verschluss, und besitzt an ihrem Übergange in die seitliche Wand noch Überreste von Marksubstanz. Als eine äußerlich auffällige Sonderung am Nachhirn tritt ein ventraler Vorsprung aus, die *Brücke* (Pons Varolii). Waren die diesen Theil zusammensetzenden Bildungen auch schon in niederen Gehirnen vorhanden, so sind sie bei den Säugethieren so umfänglich geworden, dass sie äußerlich vortreten und die directe Fortsetzung des verlängerten Marks zu den Hirnstielen oberflächlich zu unterbrechen scheinen.

Neben dem Gemeinsamen mit niederen Zuständen ergiebt das Säugethierhirn schon an den dargestellten allgemeinen Punkten vielerlei Besonderheiten, die noch schärfer aus den folgenden Darlegungen hervorgehen.

§ 207.

Von den Umgestaltungen des *Vorderhirns* ist die bedeutendste an dessen Volumsentfaltung geknüpft, die mit mehrfachen, auch die inneren Theile betreffenden Processen einhergeht. Wenn wir uns vorstellen, dass die Hemisphärenentfaltung von dem primitiven unpaaren Vorderhirn ausgeht, dessen unansehnlicher Binnenraum unmittelbar vor dem dritten Ventrikel liegt, so wird nach Entstehung der Hemisphären die Communication von dem als Seitenventrikel erscheinenden Binnenraum durch eine Öffnung in den kleinen, mittleren Raum vermittelt. In der Nähe dieser Öffnung, das *Monroi'sche Loch*, die sich als *Großhirnspalte* nach hinten ausdehnt, treffen wir bedeutende Veränderungen, welche die niederen Befunde als Anfänge höherer vollkommen beherrschen. Schon bei Reptilien zeigt sich in der die obere Begrenzung der Spalte darstellenden Dachstrecke des Seitenventrikels eine Verdickung, die wir als Beginn einer besonderen Bildung betrachten. Aus ihr geht bei den Säugethieren der *Hippocampus* (Ammonshorn) hervor, den wir zunächst in seinen *niederen Zuständen* vorführen. Dieses Gebilde beginnt vor der Lamina terminalis als eine *Einfaltung* der medialen Hemisphärenwand in den Seitenventrikel. Der Beginn steht im Zusammenhang mit der grauen Substanz des Präcommissuralfeldes, mit welchem vom Stiele des Lobus olfactorius ausgehende Verbindungen bestehen. Der Hippocampus ergiebt sich schon dadurch als ein Theil des centralen olfactorischen Apparates. Die ihn bildende Einfaltung lässt äußerlich eine Furche (Fissura hippocampi) entstehen, deren größter Theil an der medialen Hemisphärenfläche sichtbar ist (Fig. 475 *fh*), während das Ende durch die Krümmung des Hirns wieder verschwindet. Der wulstartige Vor-

Fig. 475.

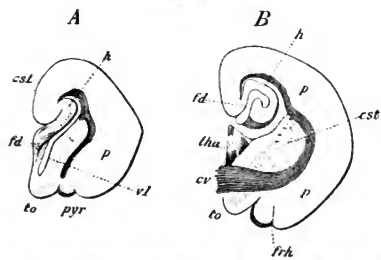


Rechte Hemisphäre von Ornithorhynchus. *cv* Commissura ventralis. *cd* Commissura dorsalis. *fi* Fimbria. *fd* Fascia dentata. *fh* Fissura Hippocampi. *frh* Fissura rhinalis. *lo* Lobus olfactorius. *P*, *P* Pallium. (Nach ELLIOT SMITH.)

sprung läuft aber hier, immer die bogenförmige Eingangsspalte begleitend, bis zum Vorderende des Temporallappens, wo er endet, indem er in einen Vorsprung der Rinde übergeht. In dieser mächtigen Ausbildung treffen wir den Hippocampus in niederen Abtheilungen. Seine Reduction beginnt von vorn her.

Wenn wir auch die Entfaltung des Hippocampus an jene des Riechapparates knüpfen können, so ist doch damit noch nicht die Art der Genese zu verstehen. Sie wird uns durch die Berücksichtigung der Structur. Indem wir in der in Fig. 476 *A*, *h* dargestellten Anfangsstrecke in der Punktreihe uns Nervenzellen vorstellen, wird eine Vermehrung dieser Formelemente eine Verlängerung der Reihe bedingen, und diese muss eine Faltung erzeugen an der betreffenden Rindenstrecke. Da aber diese sich nicht nach außen entfalten kann, indem die betreffende Fläche der anderseitigen anliegt, muss sie nach der anderen Seite stattfinden, wo im Ventrikel Raum geboten wird. *So ist die Einfaltung des Hippocampus zu verstehen.* Etwas minder bestimmt ist dessen Bogenform mit der Hirnkrümmung in Zusammenhang zu bringen, wenn man sie nicht als bloße Folge jener Krümmung betrachten will. Bei der Bildung des unteren oder Temporallappens sind noch andere Factoren im Spiele, aber der Hippocampus bildet eine Instanz dabei, indem er in strenger Anpassung an die Krümmung sich darstellt.

Fig. 476.

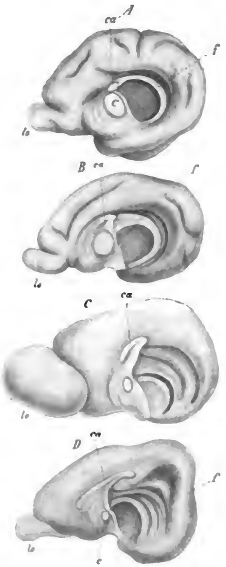


A vorderer, *B* hinterer Querdurchschnitt durch die eine Hemisphäre von Ornithorhynchus zur Demonstrirung der Einfaltung. *h* Hippocampus. *fd* Fascia dentata. *tha* Thalamus. *cst* Corpus striatum. *p* Pallium. *frh* Fissura rhinalis. *to* Tuberculum olfactorium. *vl* Seitenventrikel. *cv* Commissura ventralis. *pyr* Lobus pyriformis. (Nach E. SMITH.)

Mit dem Hippocampus verläuft gleichfalls noch der Hemisphärenrinde angehörig der Gyrus dentatus (*Fascia dentata*), der schon am Anfange eine oben von der Hippocampusfurche begrenzte Lage besitzt, und äußerlich an der medianen Hemisphärenoberfläche den Weg des Hippocampus bis zu seinem Ende bezeichnet (Fig. 476 *fd*). Ein drittes Gebilde erscheint unterhalb des letztgenannten, als weiße Substanz die Grenze der Hemisphärendecke gegen den Eingang in den Ventrikel bildend. Es ist der *Saum*, die *Fimbria*, welche gleichfalls zum Hippocampus gehört, indem sie aus diesem entstammenden Fasern besteht, die, nach vorn verlaufend, in einer in der Lamina terminalis befindlichen oberen Commissur sich vereinigen (Fig. 475 *fi* und Fig. 477 *A*, *ca'*). Die Monotremen bieten diese Hippocampus-Commissur in selbständiger Ausbildung (in Fig. 477 ist überall die Fimbria (*f*) dargestellt, die Commissur nur in *A*). Diese Entfaltung behält der Hippocampus

nur bei Monotremen und einigen Beutelthieren (Phascolarctus), indem er mit dem Fortschreiten zu höheren Stufen an seinem Anfangstheile sich rückbildet, wobei er aus den Hemisphären von Faserzügen durchsetzt wird. Dabei kommt es zu einer neuen Commissurbildung, welche sich hinten an die Hippocampus-Commissur anschließt und den *Balken* (*Corpus callosum*) bildet, welcher die beiderseitigen Pallien unter einander in Verbindung bringt.

Fig. 477.



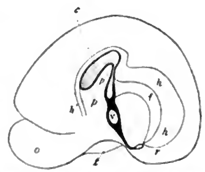
Rechte Hemisphären von der medialen Seite: *A* von Echidna hystrix, *B* von Phascolomys Wombat, *C* von Erinaceus europaeus, *D* von Lepus cuniculus. Der Hirnstamm ist am Thalamus durchschnitten. *lo* Lobus olfactorius. *c* vordere Commissur. *ca* Balken. *f* Fimbria. (Nach W. H. Flower.)

Wie die Hippocampus-Commissur nimmt auch der Balken im oberen Theile der Lamina terminalis Platz, und vergrößert sich von vorn her, so dass er zugleich nach hinten auswächst, und am hinteren Ende mit der ihm folgenden Lamina terminalis im Zusammenhang bleibt. Die Veränderungen des Balkens und jene der Schlussplatte erfordern getrennte Betrachtung. Mit dem Auswachsen nach hinten nimmt der Balken immer mehr eine schräge Richtung an (Fig. 477 *B*, *C*, *ca*) in dem Maße, als er dem unveränderten Hippocampus begegnet. Er tritt dabei über die in Reduction befindliche Anfangsstrecke des Hippocampus (*C*), welche wie durch den Balkenwulst emporgehoben sich darstellt. Dieser bei einer nicht kleinen Zahl von Säugethieren sich treffende Befund (*D*, *ca*) findet aber seinen Ausgleich und der Balken tritt wieder in horizontale Stellung (Carnivoren, Ungulaten, Primaten) (Fig. 484). Dabei ist auch eine Volumzunahme erfolgt, welche an das Wachsthum des Palliums geknüpft ist. Das beeinflusst zum Theil auch die Tiefe der Lage des Balkens, indem die oberhalb des Balkens befindliche seitliche Strecke der medialen Hemisphärenfläche in den niederen Abtheilungen der Säugethiere geringer ist und mit dem Pallium wächst. *Der Balken ist damit palliale Commissur.*

Die Ausdehnung des Balkens von seinem vorderen Ende (*Genu*) zum hinteren (*Splenium*) beeinflusst auch die *Lamina terminalis*, in welcher er entstand. Indem er nach hinten zu auswächst und sich anfänglich erhebt, wächst die betreffende Schlussplattenstrecke nicht nur in die Länge, sondern wird auch nach hinten gerichtet, so dass sie mit dem Balken einen spitzen Winkel bildet.

In Fig. 477 ist dieses in *B* im Beginne, weiter vorgerückt in *C* zu ersehen. Es ist eine von vorn an nach hinten gerichtete Einfaltung an der Lamina terminalis, wobei in der Falte ein *schmaler* Binnenraum entsteht, der Ventrikel des *Septum pellucidum*, welches anfänglich nach vorn zu sich öffnet. In Fig. 477 *D* ist das Septum pellucidum weiter gebildet, ähnlich in Fig. 478 (*p'*). Wenn der Balken in die mehr horizontale Stellung gelangt ist, kommt die Fascia dentata über dem Splenium hinweg abwärts in die Begleitung der Fimbria, wie es zu Anfang vor Ausbildung des Balkens sich traf. In der Lamina terminalis findet noch eine fernere Commissur ihr Bett. Es ist die *Commissura ventralis* oder *anterior*, welche gleichfalls eine Verbindung zwischen beiden Hemisphären herstellt. Sie ist auch in ihrem inneren Verhalten in Fig. 476 *cv* dargestellt. In Fig. 477 sehen wir sie am senkrechten Durchschnitte, auch in Fig. 475 *cv*, und erkennen dabei ihre bedeutende Mächtigkeit bei Monotremen und Beutelthieren, indess sie schon bei Insectivoren in Abnahme und fernerhin in Reduction zu treffen ist (s. auch Fig. 477). Diese Reduction wird begleitet von der Entfaltung des Corpus callosum.

Fig. 478.



Rechle Hemisphäre von der medialen Seite mit der Darstellung des Hippocampus *h'*, *h*, *h* in seiner gesammten Ausdehnung und der Aufrichtung des Balkenwulstes. Schwarz ist die Lamina terminalis. *v* Commissura ventralis. *p* präcommissurale Region. *p'* Septum pellucidum. *c* Balken. *r* Fissura rhinica. *o* Lobus olfactorius. *t* Tuberculum olfactorium. *f* Fimbria. (Schema von E. Smith.)

Eine mit der temporalen Krümmung der Hemisphäre in Zusammenhang stehende Bildung geht aus dem bis jetzt von uns als Fimbria unterschiedenen Gebilde hervor, indem es vorn mit dem *Fornix* (Fig. 474 *F*) Beziehungen gewinnt. Schon bei den Monotremen gelangen zu der von der Fimbria gebildeten Hippocampus-Commissur noch andere Bestandtheile. Aus den an der Hirnbasis liegenden Corpora candicantia und aus dem benachbarten Thalamusgebiet erheben sich Faserbündel, die *Säulen* (*Columnae*), welche hinter den Commissuren emporsteigen und sich zum Theile in die Hippocampus-Commissur einsenken, auch an die Oberfläche des Thalamus eine zum Ganglion habenulae fortgesetzte *Stria medullares* abgeben. Andere Beziehungen lassen wir hier unerörtert, indem wir betonen, dass durch jene der Zusammenhang der Säulen mit den Fimbrien vermittelt wird, welche gegen die Säulen zu convergiren. Aus der Vereinigung von Bestandtheilen der Columnae mit der vorderen Wand des dem Balken sich anschließenden Septum pellucidum entsteht das mediane Gewölbe (Fornix), welches in die Fimbrien divergirt. Das »Gewölbe« ist somit keine einheitliche Bildung, sondern eine Composition aus mehreren sehr verschiedenen Theilen.

Bis zu den Primaten nimmt der im Hippocampus und seinen Adnexen gegebene Apparat seine mähliche Reduction unter Ausbildung des Balkens, allein die Ontogenese liefert selbst beim Menschen den Nachweis von den Monotremen und Beutelthieren ähnlichen Befunden für den Anfang. Auch wo der vordere Hippocampus der Rückbildung verfällt, ist er in der Hirnanlage vorhanden, wie der weitgeschwungene

sogenannte »*Randbogen*« bezeugt, in dessen beiden marginalen Sonderungsproducten wir Fascia dentata und die davon umzogene Fimbria zu erkennen haben. Die die erstere umziehende Einfaltung gehört dem Hippocampus selbst an. Daraus geht der spätere Zustand hervor, in ziemlich gleicher Weise mit dem oben dargestellten phylogenetischen.

Der Hippocampus führt uns zur Betrachtung des *Seitenventrikels*, welcher in frühen outogenetischen Stadien einen *weiten Raum* vorstellt. Das ist noch in Fig. 476 *B* (rechts) zu ersehen, wo sich der Boden des Ventrikelraums darstellt, von einem noch schwachen Pallium umwandet. Es ist wahrscheinlich, dass die Ventrikelweite durch die weite Spannung des »Randbogens« bedingt wird, in welchem ein altes Erbstück besteht (s. oben), welches mit der pallialen Entfaltung der Hemisphäre relativ zurücktritt. Dass dabei die Weite sich auf das spätere Verhalten bezieht, in welchem mit der Entfaltung der Rinde und des Zubehörs der Raum sich relativ mindert, soll nicht in Abrede gestellt sein. Es würde dann ebenso die Rindenanlage am Rand des Ventrikels geboten sein, und damit wäre dann auch der Hippocampus angelegt und auch von daher die Ventrikelräumlichkeit bestimmt.

Die bereits von den Fischen aufwärts verfolgten Stammganglien verengen diesen Raum besonders an dessen vorderem blindgeendeten Abschnitte (Fig. 476 *A*, *B*, *cst*) und stellen den *Streifenkörper* (*Corpus striatum*) vor, welcher, mit seinem freiliegenden Theile an der Grenze der Hirnspalte den Sehhügel begleitend, gemäß der Schläfenkrümmung nach abwärts sich erstreckt (*Nucleus caudatus*). Die Differenzirung dieser grauen Massen ist bei den Monotremen erst im Beginne. Vor dem Streifenkörper kann sich der Seitenventrikel noch eine geringe Strecke weit in den Stirnlappen fortsetzen, aber den größten Theil des Bodens bildet immer der etwas lateral befindliche Nucleus caudatus. Es ward dieser Raum als *Vorderhorn* des Seitenventrikels unterschieden, während ein *Hinterhorn* erst bei Primaten auftreten soll. Eine Fortsetzung der Seitenventrikel nach hinten besteht aber schon in niederen Hirnbefunden, über dem Hippocampus und jenseits desselben ausgedehnt (vergl. Fig. 485 *A* vom Kaninchen). Wie der Occipitallappen nichts dem Gehirne Neues, Hinzugekommenes ist, so ist auch das »Hinterhorn« in dem gleichen Falle und es besteht zuerst wenigstens angedeutet wie der Occipitallappen, um dann mit der Ausbildung des letzteren allmählich eine eigentliche Fortsetzung des Ventrikelraumes vorzustellen. Das geschieht bei den Primaten, welche schon unter den Platyrrhinen die mediale Einbuchtung des »Calcar« an der medialen Wand des Hinterhorns besitzen. Der dem Zuge des Hippocampus folgende, durch die in ihn eindringenden Chorioides ausgezeichnete Raum wird gewöhnlich als *Unterhorn* den anderen Hörnern des Seitenventrikels gleichgestellt. Er führt aber durch die Bogenspalte, die er begleitet, nach außen, oder vielmehr es dringt hier die Pia mater als »Adergeflecht« in den Seitenventrikel. Daraus geht hervor, *dass dieser Raum, ungleichwerthig den anderen, der Hauptraum des Ventrikels ist*, indess die beiden anderen nur Ausbuchtungen desselben sind.

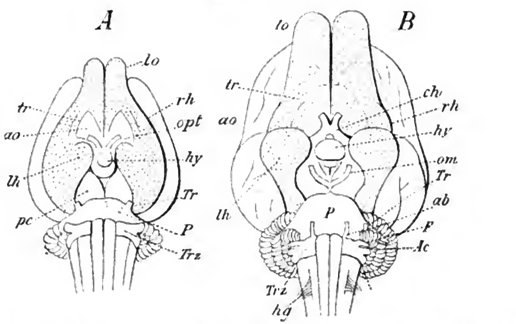
C. L. Herrick, The callosum and hippocampal Region in Marsupial and Lower brains. Journal of comp. Neurol. Vol. III. Elliot Smith, Morphol. of the limbic

lobe, Corp. callosum, Sept. pelluc. and Fornix. Prelim. Comunic. Journal of Anatomy and Phys. Vol. XXX. Fortsetzung ebenda. Derselbe, Cerebral Hemisphere of Ornithorhynchus. Ebenda. Ferner The Relation of the Fornix to the margin of cerebral Cortex. Ebenda. Vol. XXXII. F. E. BEDDARD, Brain of Gulo, Brain in the Lemurs. Proc. Zoolog. Soc. 1895. J. SYMINGTON, The Cerebral Commissures in the Marsupialia and Monotremata. Journal of Anat. and Phys. Vol. XXVII.

§ 208.

Nicht nur für die mehrfachen, bereits § 207 geschilderten neuen Einrichtungen, die wir an der medialen Hemisphärenseite sich ausbilden sahen, sondern auch für die Basalfläche ist die Entfaltung des Riechorgans von bedeutendem Einfluss. Schon bei Dipnoern trat ein ventraler Abschnitt der Hemisphären in jener Beziehung hervor, und bei Amphibien (Gymnophionen) sahen wir einen Lobus hippocampi in der Entstehung (S. 746); den Säugethieren kommt eine solche Beziehung in ansehnlicher Ausbildung zu. Der *Lobus olfactorius* erscheint von bedeutendem Umfang, vor den Hemisphären (Fig. 477), wo er nicht durch die Ausbildung des Frontallappens von diesem überlagert wird, und führt einen mit dem Seitenventrikel communicirenden Binnenraum, den er nur bei einem in manchen Abtheilungen rückgebildetem Riechapparat verliert. Jene Ausbildung des Riechlappens ist als der primitive Zustand anzusehen, den die Säugethiere ererbten und in manchen Gruppen noch weiter entfalteten, so dass, wie z. B. bei Erinaceus (Fig. 477 *C*), der Riechlappen enormen Umfang gewinnen kann.

Fig. 179.



Gehirnbasis von *A* Hystrix cristata, *B* Canis familiaris. *rh* Rhinencephalum, punktirt. *lo* Lobus, *tr* Tractus olfactorius. *ao* Area olfactoria. *lh* Lobus hippocampi. *pc* Hirnstiel. *P* Brücke. *Trz* Corpus trapezoides. *ch* Chiasma. *ab* Abducens. *om* Oculomotorius. *opt* Opticus. *Tr* Trigeminus. *F* Facialis. *Ac* Acusticus. *hg* Hypoglossus. *hy* Hypophysis.

An der ventralen Fläche des Riechlappens ziehen weiße Markmassen zu einem abgegrenzten Feld (*Area olfactoria*) (Fig. 479 *ao*), bei Monotremen und Beutel-

thieren durch eine Höckerbildung (*Tuberculum olfactorium*) ausgezeichnet (Fig. 476 *to*), welche sich auch später noch erhalten kann, und sind mit einem lateralen Zuge zum Temporallappen verfolgbar, dessen bei niederen Säugethieren ventral gerichteter Vorsprung den *Lobus hippocampi* (*lh*) vorstellt. Ein medialer Zug begiebt sich auf die mediale Seite der Hemisphäre, wohin sich auch die Area selbst erstreckt. In diese dringt medial die oben besagte Hippocampusfurche vor (*fh*). Äußerlich zeigt sich jener Abschnitt in gleichfalls medialer Richtung, und der Hippocampus selbst endet mit dem *Haken* (Uncus) (Fig. 484 *B, D, u*). Diesen Lobus hippocampi grenzt lateral und oben eine Furche ab, welche nach vorn fortgesetzt auch das vorhin erwähnte Feld mit umfasst. Bei niederen Gehirnbildungen erscheint damit ein basaler Abschnitt der Hemisphären von einer Grenzfurche umzogen, welcher vorn seitlich vom Riechlappen ausgeht und nach hinten ziehend den Lobus hippocampi umfasst (*Fissura rhinica*, Fig. 480 *rh*). Der darüber befindliche Theil des Großhirns wird wesentlich vom Pallium gebildet; der umschlossene selbst repräsentirt eine dem Olfactoriusgebiete zugehörige Region, das Rhinencephalum (Broca). Dieses stellt somit einen vom Pallium scharf abgegrenzten Gehirntheil vor, dem jenes auflagert, wie am besten bei seitlicher Betrachtung ersichtlich wird (Fig. 480 *A, B*). Zwischen dem vorderen und hinteren Abschnitt des Rhinencephalums befindet sich eine bald mehr, bald minder deutliche Einsenkung (Vallecula, Fig. 479 *B*), an welche neue Gestaltungen anknüpfen.

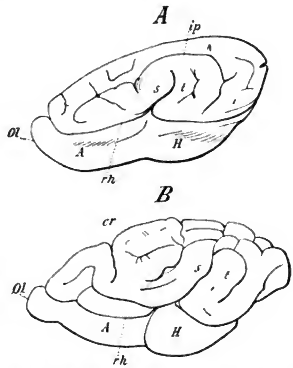
Das Rhinencephalum ist aber keineswegs nur eine äußerlich, an der Basis erscheinende Bildung; wir müssen uns erinnern, dass der Hippocampus dorsal zuerst erscheint und oberhalb der Lamina terminalis den Gyrus dentatus bietet, welcher über sich die Einfaltung für den Hippocampus zeigt (Fig. 476 *A*). Da auch dahin aus dem Bulbusstiele Faserzüge gelangen, gehört der gesammte Hippocampus mit dem Gyrus dentatus und den bei der Reduction daraus entstandenen Theilen gleichfalls dem Rhinencephalum an. Es ist sonach der Balken sammt dem Septum pellucidum von einem zum Riechapparat gehörigen Zug umschlossen, welcher dorsal zum Theil rudimentär wird, ventral in Ausbildung oder doch unterscheidbar bleibt.

Eine Veränderung im Verhalten des Rhinencephalum erfolgt mit der Ausbildung des Palliums. Dadurch gelangen Theile desselben an die Basalfläche der Hemisphären und treten sowohl neben der Area olfactoria, als auch neben dem Lobus hippocampi vor. Für letzteren tritt medialwärts eine Verdrängung ein (vergl. Fig. 479 *B*), wobei er auch seine Prominenz verliert und die Schärfe der Abgrenzung für das gesammte Rhinencephalum minder deutlich wird.

Mit Verminderung des Geruchsinnes ergeben sich auch am Rhinencephalum Reductionen, vor Allem am Lobus olfactorius. Dieser verliert seinen Hohlraum und zeigt sich an seiner Verbindungsstrecke mit der Hemisphäre in einen längeren Strang verwandelt, welcher ventral die zur Hemisphäre führenden Züge weißer Substanz führt: *Tractus olfactorius*. Er ist eine nur im Allgemeinen ähnliche Bildung, wie der als Pedunculus olfactorius bezeichnete Strang bei Fischen, die aber doch davon geschieden werden muss, da sie aus einer Rückbildung des Lobus

olfactorius hervorgeht. Der Rest dieses reducirten Lobus stellt dann den *Bulbus olfactorius* vor. Auch die Area wird reducirt und ebenso der Lobus hippocampi, wofür die Pinnipedier und Primaten Beispiele abgeben. Auf der reducirten Area tritt bei Primaten das Tuberculum olfactorium vor. Endlich kommt es in manchen Abtheilungen der Säugethiere (Delphine) zu einem Verluste des Lobus olfactorius und der zu ihm führenden Bahnen, während die Area sowohl als auch der Lobus hippocampi, letzterer meist minder umfänglich, erhalten bleiben.

Fig. 480.



Großhirn von *A* Sus scropha, *B* Nasua socialis von links. *Ol* Lobus olfactorius. *rh* Rhinencephalum-Grenze. *s* Sylvi'sche Spalte. *ip* Interparietalfurche. *A* Area olfactoria. *H* Lobus hippocampi. *cr* Sulcus cruciatus. *t* Temporallappen.

Eine nur für die Säugethiere charakteristische Bildung erscheint an der Außenfläche der Hemisphären. Von der sich mehr und mehr vertiefenden und dann als Fossa Sylvii erscheinenden Vallecula des Rhinencephalum aus entsteht eine zwischen Frontal- und Temporallappen sich fortsetzende Furche, die nach dem Maß ihrer Ausbildung für jene Lappen eine Scheidung vorstellt. Bei manchen Säugethieren fehlt sie oder ist nur als leichter Eindruck bemerkbar, erst bei Volumzunahme des Palliums tritt sie schräg nach hinten und oben aufsteigend hervor (*Fissura Sylvii*, Fig. 480 *s*). In ihr kommt ein bestimmtes Wachsthum des Palliums zum Ausdruck, welches auch an anderen Stellen der Palliumoberfläche zur Geltung kommt, indem das gesammte Pallium Furchen tragen kann. Diese sind aber nicht eine einfache Weiterbildung des in der Sylvi'schen Fissur aufgetretenen Zustandes, denn manche derselben kommen auch zu Stande, ohne dass eine Sylvi'sche Fissur zur Ausbildung gelangt ist, wie z. B. bei manchen Chiropteren, und können sehr ausgebildet sein, während jene Fissur unansehnlich bleibt (Echidna).

Durch die Furchen werden bei ihrem ersten spärlichen Auftreten größere oder kleinere Bezirke der Hemisphärenoberfläche abgegrenzt, und dieses sind in verschiedener Art angeordnete Wülste, die wegen ihres häufig gewundenen Verlaufs Windungen (*Gyri*) heißen. Sie sind der Ausdruck localen Wachsthums der Rinde. All diesen mannigfaltigen Bildungen geht aber *eine glatte Beschaffenheit der Hemisphären* voraus. Diese erhält sich bei niederen Säugethieren, während in den höheren Abtheilungen durchfurchte Partien vorherrschen. OWEN hat nach dieser Beschaffenheit des Gehirns *Lissencephala* und *Gyrencephala* unterschieden. Beide Zustände kommen in fast allen Abtheilungen vor. Schon bei den Monotremen ist

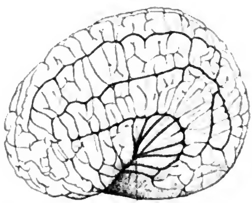
Ornithorhynchus lissencephal, Echidna gyrencephal. Sonst erhält sich die Lissencephalie mehr bei den kleineren Formen, wodurch das Körpervolum auf die Oberflächengestaltung des Palliums von Einfluss erscheint.

Von den Furchen an der Großhirnoberfläche kommen einige auch den Lissencephalen zu, sie sind damit fundamentale Bildungen. Dahin gehört vor Allem die oben bereits dargestellte Rhinalfurche, welche das Rhinencephalum abgrenzt, ebenso die Hippocampusfurche und die mediale Abgrenzung des Gyrus dentatus. Der letztere ist im niederen Gehirn meist viel bedeutender als bei höheren Formen und erstreckt sich aber auch um den Balkenwulst nach der Oberfläche des Balkens, beim Menschenhirn als Fasciola cinerea bekannt. Auch eine Furchenbildung an der medialen Hemisphärenfläche tritt als constante Bildung auf. Über dem Balken, mehr oder minder parallel mit ihm, begegnen wir der *Splenialfurche*, deren vorderer Abschnitt als *Genualfurche* auch getrennt bestehen kann. Die Splenialfurche kann auch fehlen, während sonst Furchen bestehen (Hyrax). Während solche Zustände bereits an sonst glatten Hemisphären vorkommen oder auch, wie schon bei Echidna, mit anderen Furchenbildungen vergesellschaftet sind, gelangen die letzteren in niederen Abtheilungen (Marsupialier, Insectivoren, Chiropteren, Edentaten, Nager) doch nicht derart zum Ausdruck, dass sie als Anfänge bestimmter, zu den höheren Abtheilungen führender Furchenbildungen gelten könnten. Unsere bisherige Erfahrung erlaubt keine durchgreifende Vergleichung. Mag auch da oder dort eine Ähnlichkeit im Verhalten einer Furche mit einer solchen in einer anderen Abtheilung sich darstellen, so bleibt doch eine Homologie nicht begründbar, zumal wenn andere Regionen wieder ganz anders geartete Verhältnisse bieten. So wird es denn wahrscheinlich, dass die Windungen, abgesehen von jenen fundamentalen, im Allgemeinen polyphyletischen Ursprungs sind. Aber innerhalb größerer Gruppen von Säugethieren lassen sich bestimmte Furchenzüge erkennen, welche von einfacherem Verhalten ausgehen und zu complicirterem führen, nicht bloß durch die Ausbildung der ersten, durch Unterbrechungen oder durch mindere Ausdehnung ausgezeichneten Züge, sondern auch durch Auftreten neuer Furchen, die als secundäre und dann auch als tertiäre zwischen den ersten erscheinen.

Nach der Verlaufsrichtung der Furchen sind sie als longitudinale, transversoverticale und als bogenförmige zu unterscheiden (Turner). Bei den Carnivoren, Pinnipediern, Cetaceen und Ungulaten bilden diese Furchen die Grundlage des Hemisphärenreliefs und grenzen bestimmte Gyri oder Gruppen von solchen ab. Kleinere Carnivoren besitzen sie am einfachsten und können als Ausgangspunkt dienen. Am meisten prägnant erscheinen hier *Bogenfurchen*, welche die Sylvi'sche Fissur umziehen. Dadurch werden drei Windungen unterscheidbar, davon die erste als Sylvi'sche, die zweite als suprasylvische und die darüber befindliche dritte, den oberen Hemisphärenrand bildende, als marginale benannt ist (Turner). Sie erhält ihre mediale Abgrenzung von der Splenialfurche (Sulcus calloso-marginalis). Bei größeren Carnivoren kommt noch eine Bogenfurche zu einzelnen Windungen; auch sondern sich zwischen diesen Furchen neue Arten von Furchen, und die vorher einfachen Windungen compliciren sich durch Faltung, ohne dass dabei die allge-

meinen Grundzüge verloren gehen. Sie sind auch noch bei Pinnipediern vorhanden und auch bei Cetaceen, bei welchen quere oder schräge Furchenverbindungen, die Bogenfurchen, die primitiven Windungen in eine Menge kleinerer Abschnitte zerlegt erscheinen lassen (Fig. 481). Ähnliche Verhältnisse bietet auch Elephas, dessen weite Sylvi'sche Fissur von einer in zahlreiche kleinere Windungen zertheilte Bogenwindung umzogen ist, welcher andere ähnliche sich anschließen, an deren Windungsgruppen die Bogenform des Ganzen in der Auflösung sich darstellt. Bemerkenswerth ist, dass schon bei manchen Carnivoren (Meles, Lutra) der Sylvi'schen Fissur benachbarte Windungen, besonders die hinteren, in die Spalte einbezogen sind und letztere damit als eine Grube sich darstellt, was auch bei Pinnipediern, mehr noch bei Cetaceen hervortritt. Es senkt sich dann der Temporallappen gegen die Fissura Sylvii ein (Fig. 481). Das System der Bogenwindungen bringt mit seinen Hauptfurchen an der Hemisphärenrinde den Wachsthumsvorgang zum Ausdruck, welcher schon bei der Bildung des Temporallappens und in der Entstehung der Sylvi'schen Fissur erschien und in der Fissura transversa cerebri seinen Anfang nahm.

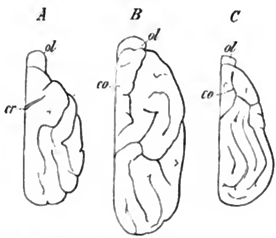
Fig. 481.



Großhirn von der linken Seite von Monodon. *S* Sylvi'sche Spalte. (Nach W. TURNER.)

Eine Querfurche, *Sulcus cruciatus* (LEURET), erlangt bei Carnivoren einige Bedeutung, obwohl sie sehr variirt (Fig. 480 *B, cr*). Sie zieht von der Medianfissur der Hemisphären aus quer oder schräg nach außen, so dass sie das vordere Hemisphärenende abschneidet; bei Pinnipediern liegt sie an dem vordersten Ende. Mehr nach hinten bei manchen Carnivoren, an der Grenze des vorderen Dritttheils (Felis) oder darüber hinaus bis zur Mitte der Länge der Hemisphären (Ursus). Sie zeigt somit die Verschiedenheit des Umfangs des vorderen Hemisphärenabschnittes, der wohl auf Kosten hinterer Regionen eine Zunahme erfuhr. Bei Ungulaten fehlt die Kreuzfurche, und die vordere Hemisphärenoberfläche wird durch eine andere Bildung ausgezeichnet, indem eine Längsfurche (*Sulcus coronalis*) den Marginalgyrus seitlich begrenzt (Fig. 482 *co*) und schließlich in der Gegend der Mitte der Länge zur Medianfissur einbiegt

Fig. 482.

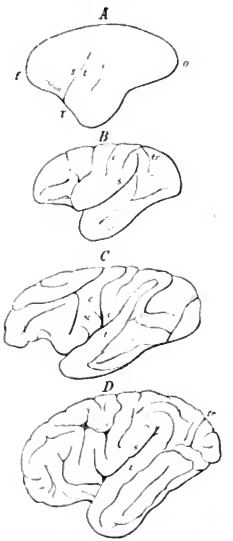


Obere Fläche der rechten Hemisphäre von *A* Canis familiaris, *B* Sus scropha, *C* Cervus capreolus. *cr* Sulcus cruciatus, *co* Sulcus coronalis. *ol* Riechlappen.

Bei Hyrax zieht diese Furche in der ganzen Länge der Medianfissur. Die von ihr abgegrenzte Fläche ist bald glatt (Dicotyles), bald zeigt sie Spuren von Querfurchen (Sus), bald treten solche deutlicher auf (Cervus). Eine Fortsetzung nach hinten und seitlich umschließt bei Tragulus ein breites Feld, welches bei anderen Artiodactylen in eine verschiedene Anzahl von schräg lateralwärts verlaufenden Längsgyris zerlegt ist, die auch bei Perissodactylen am hinteren Abschnitt der cranialen Oberfläche herrschen.

Die schon in niederen Abtheilungen aufgetretene Splenialfurche ist bei Carnivoren vorn zur medialen Hemisphärenkante abgelenkt (Canis, Felis), während sie auch um das Balkenknie umbiegen und in verschiedenem Maß hinten den Lobus hippocampi umfassen kann (Pinnipedier). Dadurch kommt ein Gyrus fornicatus zur Abgrenzung. Auch den Cetaceen kommt dieser Gyrus zu mit der Andeutung einer Längstheilung (Balaenoptera), welche bei Ungulaten sich vollständiger darstellt (Rhinoceros, Equus).

Fig. 483.

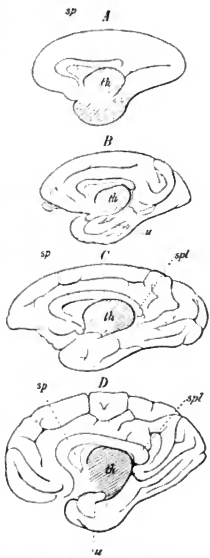


Großhirn, lateral, *A* von Midas, *B* von Cebus, *C* von Cynocephalus, *D* vom Orang. *st* Sulcus temporalis. *c* Centralfurche. *tr* Sulcus transversus. *f* Stirnlappen. *o* Occipital-, *T* Temporallappen. *t* Temporalwindung.

Andere Verhältnisse ergeben sich bei *Primaten*, bei denen die Ausbildung eines Lobus occipitalis den Hemisphären eine neue Gestaltung verleiht. Es ist damit aber nur eine Fortsetzung der schon in den niederen Abtheilungen bestehenden Ausdehnung der Hemisphären nach hinten zu gegeben, welche hier mit der völligen Überlagerung des Kleinhirns nur weiter gebildet wird (*o*). Mit diesem Fortschritt des Gestaltungsprocesses kommt auch eine Verlängerung des Seitenventrikels zu Stande, welcher dann das Hinterhorn vorstellt. Schon bei den *Prosimiern* wird der Hinterlappen medial durch eine Furche ausgezeichnet, welche horizontal bis gegen das Ende des Lappens vordringt (*Sulcus calcarinus*). In den höheren Primaten bewirkt sie eine Einbuchtung des Hinterhirns (Calcar). Diese Furche beginnt bald an der Hippocampusfurche, bald ohne Zusammenhang mit derselben und bietet zuweilen eine aufwärts tretende Abzweigung. Eine terminale Theilung des Sulcus calcarinus in einem auf- und einem absteigenden Ast besteht auch bei den Affen (Fig. 484 *C*), und auch bei Anthropoiden ist diese Gabelung vorhanden. Eine andere, gleichfalls der medialen Fläche zukommende Furche,

tritt mehr vertical empor. Bei Prosimiern könnte sie in einer oberhalb des Sulcus calcarinus befindlichen Furche gesehen werden (Lemur varius), wenn sie nicht etwa in der distalen Abzweigung des Sulcus calcarinus anderer Prosimier besteht. Bei den Affen verläuft sie zur oberen Hemisphärenkante, als *Sulcus parieto-occipitalis*. Von seinem oberen Ende setzt sich bei Affen eine quere Furche auf die craniale Fläche fort und gelangt zu tiefem Einschneiden, so dass sie den Occipitallappen als *S. transversus* trennt (Affenspalte). Aber bei manchen Affen fällt das Ende der Parieto-occipitalfurche nicht mit jenem des Transversus zusammen, sondern hinter denselben (Anthropoide), und dieses Verhalten verbindet sich mit einer Minderung der Spalte, welche beim Menschen im Verschwinden begriffen ist. Demgemäß treffen sich auch hier beim Menschen sehr variirende Zustände. Bei den Katarrhinen behält der Occipitallappen seine glatte Oberfläche, im Gegensatz zum übrigen Großhirn (Semnopithecus, Inuus). Auch bei Anthropoiden (Troglodytes) ist seine Furchenbildung noch etwas spärlicher als bei manchen anderen Katarrhinen, aber immer noch von bedeutenderem Umfange als beim Menschen.

Fig. 181.



Großhirn von der medialen Seite *A* von Midas, *B* von Cebus, *C* von Cynocephalus, *D* vom Orang. *th* Thalamus opticus-Durchschnitt. *spl* Splenium corporis callosi. *sp* Septum pellucidum. *u* Uncus

Der *Sulcus splenicus* besteht schon am Prosimiergehirn seltener mit der Fortsetzung zur Hippocampusfurche. Bei den Primaten erinnert seine Ablenkung zur Hemisphärenkante an den Befund bei Carnivoren. Die Ausbildung der *Fissura Sylvii* bei den meisten Prosimiern (sehr klein ist sie bei Chiromys), wie bei Primaten, übertrifft jene der niederen Säugethiere, die Fissur erweitert sich bei den höheren Primaten zu einer breiten Grube, welche selbst wieder mit radiären Furchen versehen ist. Diese stellen dann einen von der Umgebung der Spalte bedeckten Abschnitt vor, die Reil'sche *Insel* (Stammlappen). Die bei Weitem bedeutendste Entfaltung bietet die Insel beim Menschen dar. Wir erinnern hierbei, dass schon bei Carnivoren die Spalte durch Einsenkung sie begrenzender Wülste eine Modification empfing und dass auch bei Elephas der Spaltengrund eine Verbreiterung darstellte. In der Umgebung der Spalte bestehen nur Andeutungen der die Carnivoren und Andere charakterisirenden Bogenfurchen bei niederen Affen. Die parallel mit der Sylvi'schen

Fissur auf dem Temporallappen sich herab erstreckende Temporalfurche dürfte dem Bereich jener Bogenfurchen angehören, zumal sie auch manchmal am Spaltenende nach vorn zu umbiegt (Fig. 483). Im Ganzen jedoch ist darauf keine nähere Beziehung zu anderen Säugethieren gegründet, und nur bei den schon im Besitz jener Furche befindlichen Prosimiern findet sich der Ausgangspunkt zum Verhalten der Primaten. Unter diesen beginnt die Temporalfurche bei Arctopitheken als flache Grube, ist bei niederen Platyrrhinen bedeutend und erhält sich bei den Katarrhinen bis zum Menschen, wo sie den ontogenetisch sehr früh erscheinenden Furchen angehört.

Eine fast quer auf die präsylvische Hemisphärenfläche sich erstreckende Furchenbildung erlangt bei den Primaten als *Rolando'sche* Furche (*S. centralis*) eine besondere Bedeutung (Fig. 483 *c*), indem sie ein abwärts sich erstreckendes Gebiet durchzieht, constant bei den Affen wie beim Menschen. Sie zerlegt dieses Gebiet in einen prä- und einen postcentralen Abschnitt, wobei der letztere an die Sylvische Spalte grenzt. Jeder bietet in den höheren Abtheilungen sich mehrende Windungen. Bei Affen tritt allgemein eine Verschmelzung des Stirnlappens von der orbitalen Fläche her in Gegensatz zu einem Vorsprunge, welcher präcentrale Windungen darstellt. Bei manchen Katarrhinen erscheint hier eine kleine, gegen die Fissura Sylvii gerichtete Verticalfurche, welche die letztere bei Anthropoiden erreicht und beim Menschen bedeutender gestaltet, die als Operculum bezeichnete, über die Insel sich herab erstreckende Windungsgruppe von vorn und unten abgrenzt. Das Operculum durchläuft somit mehrfache Stufen seiner Ausbildung, und diese steht mit der Inselbildung in engstem Connex, ebenso aber sind diese Sonderungen von der umfänglicheren Gestaltung der vorderen Region des Frontallappens begleitet, so dass das Operculum in der aufsteigenden Primatenreihe weiter nach hinten rückt. Auf dieses Operculum zieht die schon oben berührte Centralfurche, die von den platyrrhinen Affen an bis zum Menschen an Bedeutung gewinnt. Manche Autoren leiteten sie vom Sulcus cruciatus der Carnivoren ab, und in der That zeigt dieser ähnliche Verhältnisse, und man könnte sich die veränderten Befunde als mit der den Primaten zukommenden Ausbildung des Frontallappens erlangt vorstellen. Allein es darf nicht übersehen werden, dass lissencephale Zustände die Primatenreihe beginnen und dass der einmalige Erwerb einer Furchenbildung wohl nicht wieder verloren geht, um später von Neuem zu erscheinen.

Zu den im Hauptsächlichsten geschilderten treten noch zahlreiche andere, die höhere Organisationsstufe bezeichnende Furchen, welche den gesammten Hemisphärenmantel compliciren und von den Prosimiern nur in der Primatenreihe einen fortschreitenden Sonderungsprocess darstellen. Dieser geht aber bei den genannten Abtheilungen ebenso wie bei den anderen von bestimmten einfachen Anfängen aus, deren Zustände auch die ferneren Complicationen begleiten und sie so beherrschen, dass sie auch innerhalb der größten Complication noch wahrnehmbar sind. Es ist aber nicht die Zunahme der Furchen an sich und die damit sich verbindende Vermehrung der Windungen, wodurch sich ein absolut höherer Zustand des Organismus kund giebt, sondern es kommt dabei auch der *Typus* in Betracht,

welchen Furchen und Gyri darstellen, und der sich in ihnen als ein ererbter gesetzmäßig entfaltet. Ein solcher Typus kommt in jeder der großen Säugethiergruppen zum Vorschein und waltet hier in mannigfaltiger Weise. Die Ursachen der Verschiedenheit der Typen sowohl, als auch die daraus entspringende Divergenz der ferneren Differenzirung fallen wohl mit jenen zusammen, welche der Divergenz der Gesammtorganisation zu Grunde liegen.

Die Vergleichung der Furchenbildung selbst innerhalb engerer Abtheilungen führt zu dem Resultate, *dass eine Homologie nur in sehr engen Grenzen besteht und bei sehr vielen gar nicht durchführbar ist.* Das trifft die secundären und tertiären Furchen; Zeugnis geben die verschiedenartigen Deutungen. Wohl aber lassen größere, von primären Furchen abgegrenzte Gebiete sich als homologe erkennen, jedoch als unvollständige, da der Bezirk mit neuen Furchen Veränderungen erfährt.

Bei den einfacheren Zuständen der Gyrencephalie verhalten sich beide Hemisphären in der Regel symmetrisch, doch bestehen schon bei Insectivoren, Nagern, Chiropteren und Edentaten manche Verschiedenheiten und solche Asymmetrie kommt bei größerem Reichthum an Furchen noch mehr hervor. Sie trifft sich häufiger an den secundären Furchen als an den primitiven. Von den Abweichungen kommen Unterbrechungen bestimmter, sonst continuirlicher Furchen am häufigsten vor, wobei der Gyruszug in andere Richtungen zu gelangen scheint. Ob für die Entstehung der Windungen eine Druckwirkung von Seite des Craniums besteht, durch welche die Oberfläche des Palliums zur Faltung gezwungen wäre, ist in hohem Grade zweifelhaft, denn das Cranium erscheint vielmehr als der an das Gehirn angepasste Theil, wie ja schon aus dem Auftreten von Windungen in ontogenetischen Stadien, da das Cranium noch keine solide Kapsel darstellt, ersehen werden kann. Mancherlei Reliefverhältnisse kommen auch am Gehirn bei Fischen vor, bei denen die Schädelhöhle nicht vom Gehirn ausgefüllt wird. Dagegen muss eine Einwirkung der Gestaltung des Cavum cranii auf die Configuration des gesammten Gehirns (nicht auf dessen specielles Relief) anerkannt werden. Sie besteht bei den *Cetaceen*, deren Hirn in der Richtung des Querdurchmessers eine bedeutende Ausdehnung darbietet. Es ist eine Anpassung an die Verkürzung des sagittalen Durchmessers der Schädelhöhle in Folge der Umgestaltung der Nasenhöhle und der Adnexa (s. S. 412).

Indem wir den Einfluss directer äußerer Einwirkungen auf die Furchenbildung nicht anerkennen können, wird doch die Außenwelt in indirecter aber viel feinerer Art an der Entstehung jenes Reliefs betheiligt anzunehmen sein. Indem dort in der Hemisphärenrinde Apparate liegen, die mit den sensiblen wie mit motorischen Einrichtungen des Organismus im Zusammenhang stehen, wird durch diese Correspondenz mit der Außenwelt jener Einfluss der letzteren auf die centralen Organisationen vermittelt. Die von Furchen abgegrenzten Gebiete stellen somit aus der ursprünglich glatten Fläche entstandene Erhebungen vor, die zunächst aus der quantitativen Vermehrung der Bestandtheile der Hirnrinde entsprangen, vielleicht auch von einer qualitativen Sonderung begleitet sind. Die in gewaltigem Fortschreiten begriffene Forschung im histologischen Gebiete des Gehirns wird auch bezüglich des Furchenproblems eine wichtige Aufgabe zu lösen haben.

Beim Menschen geht der späteren Furchenbildung eine sehr frühzeitig erscheinende voraus, welche wieder vollständig verschwindet, so dass die Hemisphären wieder vollständig sich glätten (TIEDEMANN). Ob jene ersten Furchen aus niederen Zuständen ererbte sind, ist unbestimmt, wie denn in dem ganzen Vorgange noch ein

Problem vorliegt. Mit der zweiten Furchung tritt die Sylvi'sche Spalte als breite Grube auf, aus welcher die Insel hervorgeht. Der bei den Quadrumanen phylogenetisch erkennbare Process der Inselbildung ist somit beim Menschen ontogenetisch zusammengezogen, und indem der erste Zustand einer engen Spalte nicht mehr erscheint, besteht eine Cänogenese.

Außer den das gesammte Gehirn der Säugethiere behandelnden Schriften s. hinsichtlich der Furchen vorzüglich: GRATIOLET, Mém. sur les plis cérébreaux de l'homme et des Primates. Paris 1854. BROCA, Revue d'Anthropologie. 1878, 1879. R. WAGNER, Vorstudien zu einer wissenschaftlichen Morphologie u. Physiologie d. menschlichen Gehirns. 1860. W. H. FLOWER, On the posterior lobes of the Cerebrum of the Quadrumana. Phil. Transact. 1862. TH. W. BISCHOFF, Die Großhirnwindungen des Menschen. Abhandl. d. II. Cl. d. k. b. Acad. der Wiss. Bd. X. A. ECKER, Zur Entw. der Furchen und Windungen der Großhirnhemisphären im Fötus des Menschen. Arch. f. Anthrop. Bd. III. A. PANSCH, De sulcis et gyris in cerebris simiarum et hominum. Kiliae 1866. Derselbe, Über die typ. Anordnung der Furchen und Windungen der Großh.-Hemisph. des Menschen und der Affen. Arch. f. Anthropol. Bd. III. Derselbe, Beiträge z. Morph. des Großhirns der Säugethiere. Morphol. Jahrb. Bd. V. N. RÜDINGER, Zur Anat. des Sprachcentrums. Aus Beiträge zur Biologie. Stuttgart 1882. J. V. ROHON, Zur Anat. der Hirnwindungen. München 1884. C. GIACOMINI, Guida allo Studio delle Circumvoluzioni cerebrali del' uomo. Torino 1884. A. T. BRUCE, Observ. upon the brain casts of tertiary mammals. Contrib. upon the E. M. Museum of Geology and Archaeol. Princeton 1883. KRUEG, Über die Furchung der Großhirnrinde der Ungulaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXI. V. ROGNER, Über das Variiren der Großhirnfurchen bei Lepus, Ovis und Sus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX. W. TURNER, The convolutions of the Brain. Journal of Anat. and Phys. 1890. Vol. XXV. CUNNINGHAM, Surface anatomy of the primate Cerebrum. Dublin 1892. Derselbe, The interparietal sulcus of the Brain. Journal of Anat. and Phys. Vol. XXIV. W. WALDEYER, Das Gibbongehirn. Internat. Beiträge z. wiss. Med. Festschr. f. R. VIRCHOW. M. BENEDIKT, Vergl. Anat. d. Gehirnoberfläche in der Realencyclopädie der ges. Heilkunde 1893. W. KÜKENTHAL u. TH. ZIEHEN, Unters. über die Großhirnfurchen der Primaten. Jen. Zeitschr. Bd. XXIX; über Cetaceen (op. cit.).

§ 209.

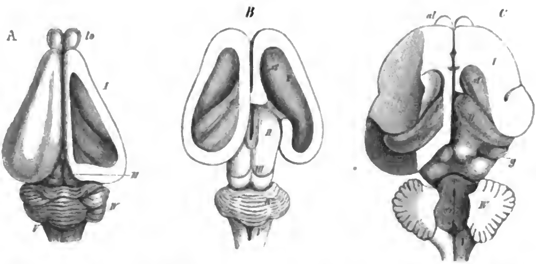
Gegen die Hemisphären des Großhirns treten die übrigen Abschnitte des Gehirns an Volum zurück, und das *Zwischenhirn* ist mit dem oben dargestellten Anschlusse an das Vorderhirn scheinbar ein Theil desselben geworden. Die aus der Wand des Zwischenhirns gebildeten Sehhügel (Thalami optici) (Fig. 485 *B, C, II*) umschließen den 3. Ventrikel, in welchem das Bestehen einer mittleren Commissur eine noch nicht ganz aufgeklärte Besonderheit vorstellt. Die Epiphyse steht mit dem hinteren Ende des Eingangs in den dritten Ventrikel im Zusammenhange und lagert, nachdem das Vorderhirn über sie hinwegtrat, vor dem vorderen Vierhügelpaare, meist umhüllt von der Tela chorioides des dritten Ventrikels.

Am Mittelhirn wird das Dach (Vierhügelplatte) bei manchen Beutelthieren noch nicht vollständig von den Hemisphären des Großhirns überlagert getroffen. Die bei Amphibien und Reptilien aufgetretene Theilung in zwei Hälften ist durch die Scheidung derselben in zwei Hügel complicirt (Fig. 485 *A, B, III*). Aber in keinen erstreckt sich der Binnenraum des Mittelhirns, der bei den Säugethieren als enger Canal erscheint (Aquaeductus Sylvii). Beide Hügelpaare verhalten

sich verschieden. Die vorderen sind bei Ornithorhynchus wenig deutlich, bei Beutelthieren mehr in die Länge entfaltet. Sie sind auch bei Ungulaten überwiegend, auch bei Insectivoren, Chiropteren, indess die hinteren bei Carnivoren, Cetaceen die mächtigsten sind.

Aus dem Thalamus opticus und dem vorderen Vierhügel kommen oberflächliche Züge, welche zum Tractus opticus ihren Weg nehmen und, dabei oberflächlich gelagert, an die Ventralfläche des Zwischenhirns gelangen, wo sie in das Chiasma übergehen. An der hinteren Seite des Thalamus bildet ein bedeutender

Fig. 485.



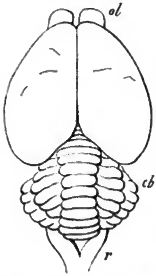
A Gehirn eines Kaninchens, *B* eines Rinderfötus, *C* einer Katze. In *A* ist rechterseits das Dach der Vorderhirnhöhle abgetragen und auch noch der Fornix entfernt. Der Hippocampus ist sichtbar. In *C* ist rechterseits der ganze seitliche und hintere Abschnitt des Vorderhirns abgetragen und auch linkerseits so weit, um die Krümmung des Hippocampus nach abwärts darzustellen. In allen Figuren: *I* Vorderhirn. *II* Zwischenhirn. *III* Mittelhirn. *IV* Hinterhirn. *V* Nachhirn. *al* Bulbus olfactorius. *st* Corpus striatum *f* Fornix. *h* Hippocampus. *s.r* Sinus rhomboidalis. *g* Kniehöcker.

Vorsprung den lateralen *Kniehöcker* (*C, g*), zu welchem Faserzüge des vorderen Vierhügels gelangen, während ein medialer Kniehöcker minder umfänglich nähere Beziehungen zum hinteren Vierhügel besitzt. Hinter dem Chiasma senkt sich der Raum des 3. Ventrikels zum Infundibulum, dessen Fortsatz sich an die Hypophyse anschließt.

Das *Hinterhirn* kommt in seinem ersten Zustande als quere, bald verdickte Platte den bleibenden Befunden der Amphibien näher als jenem der Reptilien, bei welchen die in sagittaler Richtung ausgedehnte Platte eine Wölbung bildet. Sehr bald aber erscheint eine Vergrößerung der die graue Rinde tragenden Oberfläche, die durch sich erhebende *Markleisten* schließlich zu einem ähnlichen Befunde führt, wie wir ihn bei Vögeln antrafen (s. S. 752). Diese Übereinstimmung ist aber nur eine convergente Erscheinung, die in beiden Fällen zu gleichem Ziele führte. Die Markleisten des Cerebellum der Säugethiere gehen von der weißen Substanz aus (Fig. 474, 485 *C, IV*), welche den dem 4. Ventrikel zugekehrten Grund des Cerebellums vorstellt, und schließen sich da dicht an einander. Der 4. Ventrikel erstreckt sich zwar gleichfalls unter dem Kleinhirn in die Höhe, aber der Grund des letzteren bildet nur den obersten Abschluss jenes Raumes, dessen übrige

Wände von anderen Theilen gebildet werden. Dass auch bei Säugern ein Raum sich zeltartig unter das Kleinhirn erstreckt, ist die Folge des peripheren Verhaltens der Markleisten und ihres grauen Belags, seine Wand wird aber nie von einer gekrümmten Basalplatte des Kleinhirns wie bei Vögeln dargestellt. Damit drückt sich auch am ausgebildeten Cerebellum eine nicht geringe Verschiedenheit gegen die Vögel aus. Dieses lehrt am besten die Vergleichung von medianen Durchschnitten (Fig. 470 und Fig. 474).

Fig. 476.



Gehirn von oben von Phascolarctus cinereus. *ol* Riechlappen. *cb* Kleinhirn. *r* Nachhirn.

Die Markleisten treten in querer Anordnung auf und bilden Ramificationen, die an der Oberfläche als quere Falten erscheinen. Ihre Zahl ist bei Monotremen und bei manchen Beutelthieren (Didelphis) eine geringere, ist aber schon bei manchen der letzteren vermehrt, und zeigt dieses noch mehr in den höheren Abtheilungen. Dabei wird durch sehr mannigfaltig sich darstellende Ramificationen der Markleisten eine fortgesetzte Vergrößerung der Oberfläche geboten, und es ist damit der größte Theil der grauen Rindenschicht mehr in der Tiefe zwischen jenen Ramificationen geborgen, und an die Oberfläche gelangen nur die äußersten Enden eines Theiles der Gesammtheit der Vorsprünge (vergl. Fig. 474).

In der äußeren Gestaltung zeigt sich ein mittlerer Abschnitt von zwei seitlichen allgemein gesondert, wie Ähnliches schon bei Sauropsiden erschien, aber die bei Crocodilen und Vögeln unansehnlichen seitlichen Theile sind bei Säugethieren viel bedeutender, wenn sie auch in den niederen Abtheilungen allgemein vom mittleren an Volum übertroffen werden. Sie stellen die Hemisphären des Cerebellum vor. Der mittlere Abschnitt wird wegen der durch die Querleisten an der Oberfläche ausgesprochenen »Gliederung« als Wurm (Fig. 476) bezeichnet. An den Hemisphären besteht die Verbindung mit anderen Hirntheilen, daher sie reichere weiße Substanz enthalten, als der Wurm, an welchem zugleich der Besatz mit Markleisten von oben her nach vorn und unten und nach hinten und unten sich erstreckt, so dass sie sich am letzteren Orte fast berühren. Die Zunahme der Hemisphären an Umfang bleibt noch gering bei Insectivoren, Chiropteren, Nagern, wird bedeutender bei Carnivoren, Pinnipediern, mehr noch bei Cetaceen, und bei den Primaten tritt zugleich der Wurm mehr zurück, welcher in den niederen Abtheilungen am Gesammtvolum des Cerebellum ansehnlichen Antheil hatte. Durch die Ausbildung der auf dem Querschnitte als Verzweigung sich kund gebenden Complication der Markleisten kommt es zur Sonderung von Abschnitten, sowohl am Wurme als an den Hemisphären. Das gesammte Cerebellum zerfällt danach in eine Anzahl von »Läppchen«, deren jedes dem Ramificationsgebiete eines Markleistenstammes entspricht. An beiden Hemisphären verhalten sie sich symmetrisch, am Wurme wird die ursprüngliche Symmetrie in vielen Abtheilungen durch

Verschiebung der Läppchen gestört (Carnivoren). Auch an den Hemisphären kommt es zu einer asymmetrischen Anordnung von ähnlichen Läppchen (Ungulaten). Die an der Oberfläche des Cerebellums erschienenen Läppchen stellen in den einzelnen Abtheilungen verschiedenartige größere oder kleinere Bezirke dar, die bezüglich ihrer morphologischen Werthe aber noch nicht durchforscht sind. Frei von diesen Differenzirungen der Oberfläche bleibt nur die Verbindung mit anderen Theilen des Hirns. Die Verbindung mit vorderen Hirntheilen vermitteln die *Bindearme* (Crura cerebelli ad cerebrum), welche von den Kleinhirnhemisphären ausgehen. Sie stehen durch eine dünne Lamelle unter einander in Verbindung (Velum medullare anterius, *Valvula cerebelli*) und diese deckt zugleich die Fortsetzung des 4. Ventrikels zum Aquaeductus Sylvii.

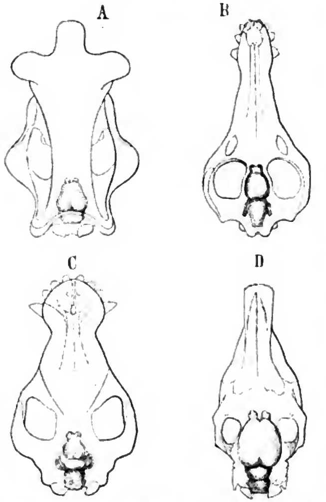
Mit der Ausbildung des Kleinhirns der Säugethiere steht die Sonderung der vordersten Abschnitte des Nachhirns in Connex. Hinter den aus dem Nachhirn divergirend zum Mittel- und Zwischenhirn tretenden Hirnstielen (*Crura cerebri*) kommt ventral eine quere Zone zur Ausbildung, die Brücke (*Pons Varolii*), in welcher oberflächlich Faserzüge zum Kleinhirn verlaufen, als Crura cerebelli ad pontem. Bei Beutelthieren und niederen Placentaliern ist die Brücke nur schmal (Fig. 479 *A*), verbreitert sich bei Carnivoren u. a. und gewinnt mit der Breite auch an Dicke, so dass sie bei Primaten allmählich als bedeutende Protuberanz erscheint. Die Breitezunahme geschieht auf Kosten eines hinter der Brücke befindlichen Feldes (Corpus trapezoides) (Fig. 479 *B*, *Trz*), welches allmählich in der Brücke Aufnahme findet, indem es von Bestandtheilen derselben überlagert wird.

Durch die Brücke ist ein Theil des Nachhirns vom übrigen gesondert, und das ganze dadurch gekürzt. An dieser »Medulla oblongata« gehen oben und vorn die Corpora restiformia (Crura cerebelli ad medullam) zum Kleinhirn, und zwischen ihnen besitzt der 4. Ventrikel seine größte Weite. Von den eigenthümlichen Bildungen heben wir an der Vorderseite die Pyramiden hervor, welchen lateral eine leichte Erhebung sich anschließt, die bei den höheren Primaten einem unter ihr befindlichen grauen Kerne (Nucleus dentatus) Ausdruck gebend, zu einem schärferen Vorsprunge, der *Olive* wird. Diese ist somit der Ausdruck innerer Veränderungen, wie denn auch der beim Menschen complicirt gestaltete Olivenkern bei Säugethieren sehr einfache Vorläufer hat.

Bezüglich des proportionalen Verhaltens des Gehirnvolums zum Körper ergiebt sich eine Zunahme des ersteren, besonders aus der Vergleichung fossiler und recenter Formen. Da das Cavum cranii in den höheren Abtheilungen der Vertebraten vom Gehirn so vollständig ausgefüllt wird, dass an der Schädelhöhlenwand nicht nur von größeren Abschnitten, sondern auch einzelnen Theilen derselben ein Abdruck sich darstellt, eignen sich auch fossile Cranien zur Gewinnung eines Abbildes des Gehirnvolums. Durch Marsh wurde für fossile Vögel der Besitz eines nicht unbedeutend kleineren Gehirns auf jene Art nachgewiesen, und auch für eine Anzahl untergegangener Säugethiergeschlechter lieferte der genannte Forscher eine Begründung der primitiven Kleinheit des Gehirns. Solche Gehirne

in ihrem Verhalten zum Cranium zeigen die nebenstehenden Figuren, von welchen *A, B, C* fossile Formen betreffen, während *D* eine recente darstellt. Sie demonstrirt den Fortschritt der Ausbildung auch des Gehirnvolums während der vergangenen Zeiträume.

Fig. 487.



Schädel mit Gehirn *A* von Brontotherium ingens, *B* Elotherium crassum, *C* Palaeosyops laticeps, *D* Equus caballus (recent). (Nach MARSH.)

Während wir das Gehirn bei niedersten Cranioten als einen für die Entstehung einer einheitlichen Schädelkapsel wichtigen Factor in Anspruch nahmen, steht es doch mit den Umgestaltungen des Craniums in niederen Abtheilungen in keiner directen Beziehung. Die Hirnkapsel tritt zurück gegen andere dem Cranium angeschlossene Theile. Erst mit einer Zunahme des Gehirnvolums, wie sie erst bei Vögeln sich zeigt, gewinnt ersteres Einfluss auf die äußere Form des Schädels und damit auch des Kopfes, und dieser macht sich auch unter den Säugethieren, vor Allem bei den Primaten geltend, bei denen er bis zum Menschen hin und am meisten bei diesem für die Kopfform von dominirender Bedeutung wird.

Für das *Gehirn der Säugethiere* siehe außer den schon aufgeführten Schriften: W. H. FLOWER, On the commissures of the cerebral Hemispheres of the Marsupialia and Monotremata, compared with those of the placental-mammals. Philos. Transact. 1865. B. G. WILDER, The brain of the Cat. Proc. Am. philos. Soc. Vol. XIX. 1881. S. GANZER, Vergl.-anat. Stud. über das Gehirn d. Maulwurfs. Morph. Jahrb. Bd. VII. P. MARTIN, Bogenfurche und Balkenwindung bei der Katze. Jen. Zeitschr. Bd. XXIX.

§ 210.

Bei der Ausbildung des *Gesammtgehirns der Säugethiere* concurriren zahlreiche nur sehr unsicher bestimmbare Factoren. Wenn wir für die Furchung des Großhirns, deren Entstehung im Allgemeinen mit einer Vergrößerung des Körpervolums vergesellschaftet fanden, so ist damit noch kein *absolut* höherer Zustand der Gyrencephalen erklärt, denn bei den relativ kleineren Formen übertrifft das

Gewicht des Gesammtgehirns, woran auch die Hemisphären einen proportionalen Antheil haben, um Bedeutendes jenes der größeren Thiere. Nach R. OWEN verhält sich unter den Carnivoren das Gehirn von Mustela vulgaris zum Körpergewichte wie 1 : 90, bei Ursus ferox 1 : 500; bei Artiodactylen: bei Tragulus pygmaeus 1 : 80, bei Camelopardalis giraffa 1 : 800. Unter den Edentaten bei der kleinen Myrmecophaga didactyla 1 : 60, bei der großen M. jubata 1 : 500, bei Quadrumanen Hapale midas 1 : 20, beim Gorilla 1 : 200. Man ersieht daraus, dass das Gewicht nicht dem Grade der Gesammtorganisation entspricht, und dass damit auch das Gesammtvolum des Gehirns für jene Beurtheilung nicht maßgebend sein kann.

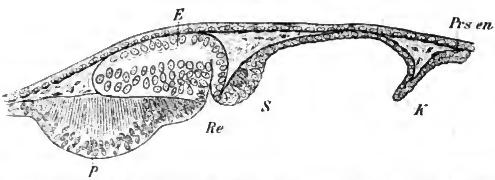
Differenzirungen am Zwischenhirn.

Epiphyse und Hypophyse.

§ 211.

Bei den einzelnen Hirnformen ward der Sonderungen am Dach und am Boden des Zwischenhirns keine genauere Erwähnung, weil hier ausgehende Gebilde bei ihrer mannigfaltigen Erscheinungsweise besser in der Zusammenfassung darzustellen sind. In beiden Gegenden handelt es sich ja um ein immer noch nicht vollkommen klares Organ. An der Decke des Zwischenhirns bestehen mehrfache Fortsatzgebilde, von denen eine die Epiphyse oder Zirbel (Glandula pinealis) bildet und aus einer Ausstülpung des Zwischenhirndaches an der Grenze gegen das Mittelhirn hervorgeht. Vom Gehirn sich entfernend, legt sich das Gebilde als ein Bläschen an, welches durch einen hohlen Stiel mit dem Hirnbinnenraume communicirt. Damit versuchen wir einen Zustand zu charakterisiren, welcher erst bei Gnathostomen erscheint, während bei *Petromyzon* weniger klare Verhältnisse in der Angabe dieser Bläschen sich ausdrücken, deren Zusammenhang mit dem Gehirn asymmetrisch (am Gangl. habenulae) sich darstellt. Sie bilden Sehorgane.

Fig. 488.

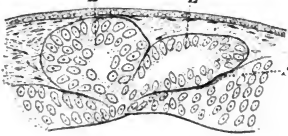


Medianer Längsschnitt durch das Zwischenhirndach von Amia calva, 10 mm lang. *Prs.en* Prosencephalum. *K* Grenze gegen das Zwischenhirn. *S* obere Commissur. *Re* Recessus infrapinealis. *E* hintere Epiphyse. *P* hintere Commissur. (Nach CH. HILL.)

Nur als rudimentäre Zustände dieser Organe erscheinende Bildungen bestehen, von der gleichen Stelle ausgehend, bei Selachiern, Ganoiden und Knochenfischen. Es sind einfachere Befunde, die Ausstülpungen des Daches des dritten Ventrikels zum Ausgange haben. Bei Selachiern ist die Zirbel im ausgebildeten

Zustande ein einheitliches Organ, welches in das knorpelige Schädeldach ragt, mit der Abgangsstelle vom Gehirn durch einen verschieden langen Stiel verbunden. Die paarige Entstehung ist in vorstehender Fig. 488 von Amia dargestellt, und die nächste einem älteren Stadium entnommene Fig. 489 dient der Vervollständigung, indem in ihr mit dem hinteren Bläschen (*E*) auch das vordere (*E'*) dargestellt ist. Das knüpft an Zustände, welche wir als Anfänge bei Reptilien wiederfinden.

Fig. 489.

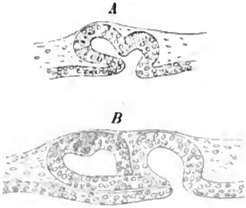


Bezeichnung wie vorhergehende Figur. (Nach CH. HILL.)

Während in den Fällen, in welchen das Organ zur Oberfläche tritt, noch durch die Lage des Organs an den Zustand, in welchem es fungiren konnte, erinnert wird, entfremdet es sich demselben immer mehr, indem es nur noch in der Embryonalperiode sich zum Schädeldache erstreckt. Bei anuren Amphibien ist das Ende, vom Stiele sich abschnürend, in subcutaner Lage persistent (Stirndrüse!), indess bei Urodelen die Ausstülpung gar nicht mehr so weit sich entwickelt.

Unter den Reptilien tritt noch einmal die Beziehung der epiphysalen Bildungen zum Parietalauge auf, welches bei Sphenodon und den Lacertiliern sich ausbildet. Neben der Anlage des Auges kommt noch ein zweites Bläschen vor (Fig. 490 *B*), welches in frühen Stadien mit dem anderen zusammenhängt (*A*). Man hat es als eigentliche Epiphyse angesehen, während das andere, vordere, als *Paraphyse* galt. So besteht für beide ein gemeinsamer Ausgang. Im Ganzen giebt sich an dem Einen ein Zurückbleiben in der Sonderung kund, welche am anderen Bläschen rasch fortschreitet. Dass in den höheren Abtheilungen die Anlage des Parietalauges in die Zirbel übergeht, ist wahrscheinlich. In allen Fällen erhält sich die die Zirbel auskleidende mehrfache Epithelschicht, die aus der Hirnanlage stammt, und erscheint auch bei mancherlei Umgestaltungen betheiligt.

Fig. 490.



A Parietalauge und Epiphyse eines 3 mm langen Embryo von Lacerta agilis. *B* von einem 3 mm langen Embryo. (Nach ED. BERANECK.)

Bei *Vögeln* kommt es zwar noch zu einer weiten Erstreckung der Anlage, welche bei Embryonen sogar äußerlich sichtbar werden kann. Im Ganzen reducirt sich die Zirbelanlage bedeutend, und ihr Körper bleibt auch bei *Säugethieren* der Bildungsstätte am Gehirn benachbart, wo auch das den dritten Ventrikel deckende Adergeflecht in ihrer Umgebung sich vertheilt. Vom Ganglion habenulae jederseits treten Nerven in den Stiel der Epiphyse.

Beim Überblick über das Ganze wird man für das, was man Zirbel nennt, sehr verschiedene Zustände zu unterscheiden haben, je nachdem sie mit einem Parietalauge vereinigt vorkommt oder ohne ein solches besteht. Im ersteren Falle wird sie als das Rudiment eines zweiten Parietalauges anzusprechen sein, nachdem wir den Befund von Petromyzon doch nicht ignoriren dürfen. Im zweiten Falle liegt die Wahrscheinlichkeit vor, dass in beiden Organen vorher eine Rückbildung und Verschmelzung entstanden war, wenn man die Innervation in Berücksichtigung zieht. Dass bei einem Organe mit einer weit zurückliegenden, um nicht zu sagen sehr dunklen Geschichte, das Urtheil sich größte Vorsicht auferlegen muss, halte ich für dringend geboten. Bestehen uns doch schon am Parietalauge manche Probleme, geschweige denn an Gebilden, von denen ungewiss ist, ob sie aus jenen entstanden sind, oder nur die nicht weiter gekommenen Anlagen derselben vorstellen.

In der Verbindungsstätte mit dem Zwischenhirndach bestehen verschiedene Befunde, für deren Feststellung noch nähere Ermittelungen nöthig sind. Im Allgemeinen scheint der Zustand in niederen Formen der höheren Abtheilungen nur ontogenetisch vertreten zu sein.

Von einer reichen Literatur führe ich nur an: E. EHLERS, Die Epiphyse am Gehirn der Plagiostomen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. Suppl. J. TH. CATTIE, Vergelijkenj-anatom. en histolog. Onderzoekingen van de Epiphysis cerebri der Plagiostômi, Ganoidei en Teleostei. Leiden 1881. auch Arch. d. Biol. III. CH. HILL, The Epiphysis of Teleosts and Amia. Morph. Journal. Vol. IX. F. LEYDIG, Zirbel und Jacobson'sches Organ einiger Reptilien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. L. A. SÖRENSEN, The roof of the Diencephalon. Journal of comp. Neurol. 1893. Siehe auch die beim Parietalauge citirten Schriften.

In anderer Art stellen sich Gebilde dar, welche an der Basis des Zwischenhirns, an der als Trichter bezeichneten ventralen Ausstülpung des Binnenraums vorkommen und mit den dorsalen nur die allgemeine Verbreitung gemein haben, sowie zahlreiche,[1] unvollkommener Erkenntnis entsprungene, noch hypothetische Punkte. Bei den Cyclostomen bringt eine bedeutende Entfaltung präoraler Gebilde (Petromyzon) am Riechorgan eine dorsale Einsenkung zu Stande, welche sich allmählich nach oben hin ausdehnend vor dem Riechorgan sich entfaltet und mit ihrer äußeren Mündung die Communication jener Organe mit der Außenwelt vermittelt. Diese Einsenkung dringt aber allmählich tiefer ein, am Boden des Gehirns sich haltend, und erlangt bei Myxine mit ihrem Ende Communication mit dem Pharynx (Nasenrachencanal). Über das Verhalten bei Petromyzon siehe die Fig. 454 *A, B, hy* auf S. 733. Wenn auch hier eine solche Verbindung nicht entsteht, so deutet doch die Richtung des blinden Endes darauf hin, dass das Verhalten von Myxine das ausgebildete, wenn auch von Petromyzon nicht erreichte vorstellt, welches seine Bedeutung in der Durchströmung des Riechorgans mit Wasser besaß. Am Ende des ectodermal ausgekleideten Canals entsteht ein als *Hypophysis* (Glandula pituitaria) unterschiedenes Organ. Die Beziehung zum Riechorgan ist bei den Gnathostomen mit dem Schwinden des Nasenrachengangs verloren gegangen und es entsteht nur ein kürzerer Canal, welcher zwar noch auf

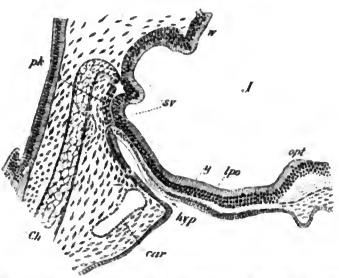
ein Stadium bei Petromyzon (Fig. 454 *A*), aber nicht mehr auf die späteren kann bezogen werden. So sehen wir denn den Hypophysenschlauch in der Anlage weiter von den Nasengruben entfernt.

Die Anlage ist sackförmig bei Selachiern (Fig. 491 *hyp*) und Amnioten, solid bei Teleostei und Amphibien. Aus dem einfachen Zustande entstehen von der epithelialen Auskleidung her nach Art einer Drüse sich darstellende Structuren, wobei auch eine Sonderung größerer Abschnitte auftritt, welche in den einzelnen Abtheilungen verschiedene Verhältnisse darbieten. Es zeigen sich dabei fast immer Strecken mit einem größeren Binnenraum (Sammelschläuche), in welche Schläuche oder Gruppen von solchen einmünden.

Das Organ wird dem Infundibulum, resp. einem Fortsatz desselben, angeschlossen und kommt mit der Ausbildung des Craniums in dessen Binnenraum, in die Sattelgrube, zu liegen. Wir betrachten seine Function als nicht ganz sicher, wenn wir auch eine Mündung kennen, die zwischen dem benachbarten Gewebe der Hirnhüllen offen ist (B. HALLER). Wir müssen auch die Frage offen lassen, was den Anlass der Entstehung der Hypophyse gab.

Ein der Hypophyse genetisch fremdes, wenn auch nachbarlich gelegenes Gebilde ist der *Saccus vasculosus*, welcher von einem Recessus des Infundibulums seine Entstehung nimmt (Fig. 491 *sv*). Von jenem Theil gehen Einfaltungen der vom Epithel bedeckten Wand aus, welche die Structur einer Drüse erzeugen, die in den Trichterraum sich öffnet (Infundibulardrüse, RABL-RÜCKHARD). Sie ist auf einen Theil der Vertebraten beschränkt. Bedeutend durch den Gefäßreichthum der Wandung ausgezeichnet, ist sie, abgesehen von Cyclostomen bei Fischen, aber bei Amphibien in Rückbildung und fehlt ausgebildet den Sauropsiden, wie auch bei Säugethieren. Ein als *Recessus infundibuli* sich darstellender Fortsatz des Binnenraums ist bei Amphibien im Beginn, auch bei Sauropsiden und Säugern erkannt. Ob ein bei letzteren vor den Corpora mammillaria gefundenes Gebilde (G. RETZIUS) mit dem Saccus vasculosus vergleichbar ist, bildet eine noch offene Frage. Bis jetzt sind diese Bildungen wenig klar, denn die functionelle Bedeutung kann noch nicht gewürdigt werden, wenn wir auch in der Erkenntnis des Baues weiter fortgeschritten

Fig. 491.



Medialer Sagittalschnitt durch die Infundibularregion eines 22 mm langen Embryo von Mustelus laevis. *J* Infundibulum. *opt* Opticus. *lpo* Lamina postoptica. *y* nervöser Abschnitt derselben. *sv* Anlage des Saccus vasculosus. *w* hintere Trichterwand. *pk* rudimentäre Verbindung der beiden Hälften der präoralen Kopfhöhle oder des präoralen Darmes. *car* Carotis interna. *Ch* Chorda. *hyp* Hypophyse. (Nach B. HALLER.)

sind. Die wichtigste Frage ist die nach dem Secret der Drüsenbildung und seiner eventuellen Function.

Indem ich oben die Anlage des Hypophysensackes von der Entstehung eines Nasenrachenganges ausgehen ließ, so kann ich mich nur B. HALLER anschließen, wenn er der Annahme eines in der äußeren Öffnung jenes Ganges bestehenden Urmundes (Palaeostoma v. KUPFFER) entgegentritt. Diese Hypothese dürfte schwer zu begründen sein, da wir kein Thier kennen, auf welche eine solche Einrichtung beziehbar wäre. Wenn aber auch in der Ausbildung eine Beziehung zum Riechorgan vorliegt, so betrifft diese doch nur die erste Strecke, und es wird hierdurch der eigentliche Hypophysensack in den Causalmomenten seiner Ausbildung nicht aufgehellt. Auch ein bei Tunicaten aus der Kiemenhöhle in das Gehirn führendes, als Sinnesorgan und als Vorläufer der Hypophyse betrachtetes Organ ist in dieser Deutung wenig sicher.

W. MÜLLER, Über die Entw. u. d. Bau der Hypophysis. Jen. Zeitschr. Bd. VI. V. v. MIHALKOWICS, Entw. des Gehirns. Leipzig 1877. E. GAUPP, Über die Anlage der Hypophyse bei Sauriern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII. v. KUPFFER, Die Deutung des Hirnanhanges. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München 1894, und dessen bereits citirte Studien. Vorzüglich B. HALLER, Die Hypophyse und die Infundibularorgane. Morph. Jahrb. Bd. XXV.

B. Vom Rückenmark.

§ 212.

Als eine Fortsetzung des im Gehirn dargestellten vordersten Abschnittes des Centralnervensystems erscheint das *Rückenmark* mit jenem in gleicher ectodermaler Anlage, welche caudalwärts fortschreitet und dadurch die Gewinnung einer bestimmten Länge als einen aus niederen Zuständen erworbenen Vorgang erkennen lässt. Die bei der ersten Sonderung fast flache Anlage (*Medullarplatte*) gestaltet sich massiver unter Vermehrung ihrer Formelemente, und lässt so einen an seiner Oberfläche noch mit dem Ectoderm verbundenen soliden Zellstrang entstehen, welcher immer tiefer sich einsenkt. Von der Oberfläche her ist eine ins Innere des Stranges dringende Trennung der Elemente nach beiden Hälften bemerkbar, ohne dass eine deutliche Spalte besteht. Erst später kommt eine canalartige Bildung zum Vorschein, der *Centralcanal* des Rückenmarks, nahe der ventralen Seite des letzteren (Petromyzon, CALBERLA). Ähnlich verhalten sich auch die Teleostei. In beiden Abtheilungen *verhält sich somit die Genese des Rückenmarks verschieden von jener des Gehirns.* Ich halte diesen Zustand, von welchem sich noch Anklänge bei Amphibien finden, für einen primitiveren jenem gegenüber, welcher in einer größeren Ausbreitung der Medullarplatte und einer allmählich durch Erhebung ihrer Ränder erfolgenden *Rinnenbildung* sich darstellt, aus welcher mit Zusammenschluss der Ränder der Rinne das Medullarrohr hervorgeht. Schon bei Selachiern waltet dieser Process und besteht ebenso in höheren Abtheilungen.

Der bei Cyclostomen und Teleostei vorhandene Process wird als eine secundäre Modification des sonst verbreiteten angesehen, zumal auch bei Amphioxus ein wirkliches *Medullarrohr* sich darstellt (HATSCHEK). Dabei dürfte zu beachten sein, dass hier die Rückenmarksanlage schon in der Plattenform vom Ectoderm sich trennt und dieses als Decke der späteren Rinne empfängt. Erst dann kommt es zu einer

Rohrbildung. Diese wird nur von einer einzigen Zellschicht dargestellt. Nehmen wir dazu den ausgebildeten Zustand in Vergleichung, so ergiebt sich eine wesentlich bilaterale Ausbildung des nur ventral continuirlichen Markes, und dieses Verhalten lässt den scheinbaren dorsalen Verschluss des Rohres anders beurtheilen. Der Centralcanal ist der Boden der Rinne, die sich bei Ausbildung beider, einander median berührender Hälften in dorsaler Richtung zwischen jene als feine Spalte fortsetzt.

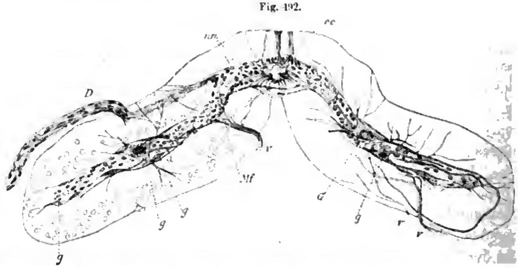
Auf diese Verhältnisse lässt sich auch die Ontogenese des Rückenmarks der höheren Formen beziehen, und aus Allem resultirt eine Verschiedenheit gegen die Gehirnbildung, so dass das gesammte centrale Nervensystem auch genetisch nicht als eine ursprünglich gleichartige, nur durch differente Volumsentfaltung seiner Masse wie auch seines Binnenraums in zwei Theile sich scheidende Bildung betrachtet werden darf.

Wie bei den Acraniern erstreckt sich das Rückenmark oberhalb der Chorda dorsalis durch die Körperlänge. Es geht hier von dem Urhirn aus, ohne scharfe Abgrenzung, *entspricht also nicht vollkommen dem Rückenmark der Cranioten, da bei letzteren der vordere Abschnitt als Nachhirn dem Archencephalum sich angeschlossen hat.* Der Umfang dieser Strecke ist im Allgemeinen, aber nicht im Speciellen bestimmbar. Er entspricht jenem Abschnitt des Acraniermarks, welcher bis inclusive an den Kiemenapparat peripherische Nerven entsendet.

Der Übergang des verlängerten Marks in das Rückenmark entbehrt einer scharfen Grenze. Es sind wesentlich Veränderungen der inneren Structur, welche successive hier Platz greifen und schließlich auch in unseren Befunden zum Ausdruck kommen.

In der Gestaltnng ergeben sich mannigfache Befunde des Medullarrohrs. Das Rückenmark ist bandartig bei Cyclostomen (Fig. 492) und Chimären und bietet auch

Fig. 492.

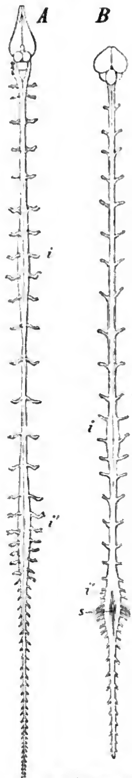


Querschnitt durch das Rückenmark von Myxine. *cc* Centralcanal. *nn* Nervendurchschnitte. *G, g* Ganglienzellen. *D* dorsale Wurzel. *r, r'* ventrale Wurzelfäden. *Mf* Müller'sche Fasern. (Nach Fr. Nansen.)

sonst noch in höheren Formen ähnliche, wenn auch nicht so markante Befunde. In der Regel ist am Rückenmark keine andere Metamerie ausgedrückt als durch den Austritt von Wurzeln peripherischer Nerven (s. unten), aber in embryonalen Zuständen

ergiebt sich eine solche, wenigstens im vorderen Abschnitt, und wird auch auf das Gehirn, bis ins Mittelhirn, fortgesetzt getroffen (Salamandra atra, v. KUPFFER). Auch in anderen Abtheilungen ward Ähnliches beobachtet. Ob solche, bereits beim Gehirn besprochene Zustände für das Rückenmark einer primitiven Metamerie entsprechen, möchte ich für zweifelhaft halten. Zunächst erscheinen sie nur als Ausdruck energischeren Wachsthums bestimmter Abschnitte der Anlage, und so lange sie nicht mit der Körpermetamerie in klaren Zusammenhang zu bringen sind, können jene Thatsachen bei allem Interesse, das sie bieten, nur zu den problematischen Erscheinungen gezählt werden. Sollte sich diese Neuromerie als Rest eines ursprünglichen Befundes erweisen lassen, so kann man damit jedoch nicht an eine Gemeinsamkeit mit einer ähnlichen Einrichtung, dem gegliederten Bauchmark eines Theils der Wirbellosen, denken, denn die fundamentale Verschiedenheit beider geht schon aus der Lage zum Körper genügend hervor.

Fig. 493.



Centralnervensystem von der Rückseite: *A* von Emys europaea (nach BOJANUS), *B* von Gallus domesticus (nach R. WAGNER). *i* Intumescentia brachialis. *i'* Intumesc. lumbalis. *s* Sinus rhomboidalis.

Bedingend für das Verhalten des Rückenmarks bezüglich der Gleichartigkeit in seinem Verlauf ist der Abgang peripherischer Nerven. Da nun diese gegen das Ende des Rückenmarks abnehmen, verjüngt sich dasselbe allmählich und läuft in eine Spitze aus, von welcher, wie weiter unten erläutert wird, noch ein »Endfaden« ausgehen kann. Ebenso ruft an Abgangsstellen mächtigerer Nerven deren Volum Anschwellungen hervor. So treffen sich bei manchen *Fischen* (Trigla) am Anfang des Rückenmarks, und zwar an dessen dorsaler Fläche, fünf rundliche Anschwellungen direct hinter einander gereiht, und an deren Basis nehmen ebenso viele hintere Nervenwurzeln Austritt, welche zu den bedeutend vergrößerten ersten Strahlen der Brustflosse gehen. So wird hier eine Metamerie hervorgerufen, welche nichts mit primitiven Zuständen zu thun hat. Der Einfluss des Umfangs des peripheren Nervengebiets auf die Form des Rückenmarks giebt sich in ausgedehnterer Weise durch Anschwellung ganzer Strecken zu erkennen, aus denen die Nerven der Gliedmaßen hervortreten. Dieses Verhalten ist schon bei Amphibien und Reptilien bemerkbar, am meisten bei *Schildkröten*, bei welchen die den Gliedmaßen entsprechenden Intumescenzen (Fig. 493 *A*, *i*, *i'*) um so mehr ins Auge

fallen, als der zwischen ihnen verlaufende Rückenmarksabschnitt sehr bedeutend mit ihnen contrastirt. Der Rückbildung der thoracalen Muskulatur entspricht eine Reduction der betreffenden Nerven an Umfang, und daraus entsprang wieder die schlankere Gestaltung jenes Abschnittes des Rückenmarks. Auf im Allgemeinen ähnliche Verhältnisse gründet sich das Verhalten des Rückenmarks der *Vögel*. Außer der Anschwellung für die Brachialnerven besteht auch die lumbale, an welcher die Nerven dichter gedrängt als sonst vom Rückenmark ausgehen und der Medullarcanal nicht vollständig sich verschließt. So erhält sich in diesem im sacralen Theile der Wirbelsäule gelegenen und verbreiterten Abschnitte eine rautenförmige Spalte, *Sinus rhomboidalis* (Fig. 493 *B*, *s*), als Erweiterung des Centralcanals. Auch bei den *Säugethieren* kommen die beiden Anschwellungen des Rückenmarks zur Ausbildung, entsprechend den Gliedmaßen, von welchen die vordere, bei der Beschränkung der Halsregion auf eine bestimmte Wirbelzahl, die erste Anschwellung schon dem Halsmark zukommen lässt. Bei langhalsigen Säugethieren ist diese Anschwellung weniger bemerkbar, weil sie auf eine längere Strecke vertheilt ist.

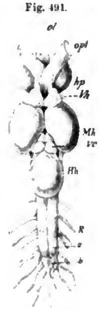
Die Existenz des *Sinus rhomboidalis* des Rückenmarks knüpft wohl an die Häufung centraler Formelemente in der grauen Substanz des Marks, entsprechend der Dichtigkeit der hier abgehenden Nervenfasern. Die Berücksichtigung dieses Sinus hätte verhüten können, dass für die Erklärung der Genese des gleichnamigen Sinus am verlängerten Mark einmal die Krümmungen des Gehirns aufgeboten wurden.

Das Rückenmark erfährt auch in seiner Länge Veränderungen. Ursprünglich in der Länge des Rückgratcanals sich erstreckend zeigt es schon bei manchen *Knochenfischen* eine Verkürzung und kann sogar auf einen der Länge des Gehirns gleichkommenden Zapfen reducirt sein (Fig. 494). Während es sich bei den urodelen *Amphibien* in den Schwanz fortsetzt, hat dessen Reduction und Umgestaltung nicht nur eine entsprechende Verkürzung zur Folge, sondern auch eine Rückbildung des letzten stark verjüngten Abschnittes, aus welchem ein *Filum terminale* noch in das Ende des Rückgratcanals sich fortsetzt. Da noch ein Nervenpaar von diesem Endfaden entsendet wird, wird er nur als ein mit dem Schwanze verkümmerter Theil des Rückenmarks selbst anzusehen sein. Bei *Reptilien* bleibt die Ausdehnung des Rückenmarks auch in dem Schwanz erhalten, während es bei den *Vögeln* aus einem Theil der Caudalregion sich zurückzog, jenem, welcher die rudimentären Schwanzwirbel begreift. Im Ganzen aber zeigt sich das Verhalten mit jenem der Reptilien in Übereinstimmung. Bei den *Säugethieren* ist der geänderte Werth des Schwanzes ein Factor für die Verkürzung des Rückenmarks, welches sich hier nie mehr in denselben erstreckt. Da aber noch Nervenwurzeln des Rückenmarks dorthin sich fortsetzen, entsteht aus diesen das als *Cauda equina* bezeichnete Verhalten, welches in den Einschluss von längeren Nervenwurzeln im Spinalcanal sich gründet, wie er schon bei Anuren besteht. Für einen solchen Befund bestehen je nach einer weiterhin erfolgenden Verkürzung des Rückenmarks sehr mannigfache Ausbildungszustände. Bei den Monotremen nähert sich Ornithorhynchus am meisten dem primitiven Verhalten, indem das Rückenmark sich noch in den Sacral-

canal erstreckt. Echidna dagegen besitzt das Rückenmarkende bereits in der Mitte des Rückens, so dass schon hier eine sehr lange Cauda equina entstehen musste. Eine solche bedeutende Concentrirung des Rückenmarks findet sich bei manchen Insectivoren (Erinaceus) und Chiropteren, schwankt aber im Ganzen innerhalb weiter Grenzen, so dass hier weniger vererbte Einrichtungen als Anpassungen an mancherlei äußere Bedingungen, wie z. B. bei der Bewegung des Körpers, im Spiel sein möchten. Auch manchen Nagern kommt noch eine Fortsetzung in den Sacralcanal zu (Lepus). Das Bestehen eines Filum terminale deutet noch auf ein rudimentär gewordenes Rückenmarksende, und diese Rückbildung ist selbst bei bestehendem Schwanze aus dem Verlust des größten Theils seiner ihm ursprünglich eigenen metameren Muskulatur erklärlich, für welche die Erhaltung der proximalen und ihre Fortsetzung in lange Endsehnen einen functionellen Ersatz bietet.

Der Process der Entstehung des Medullarrohres weicht bei Cyclostomen (Petromyzon), dann Lepidosteus und bei Teleostei von dem sonst herrschenden ab, indem keine Medullarrinne sich bildet. Die Anlage des Rückenmarks geht vielmehr aus einer *soliden Wucherung des Ectoderm* hervor, in welche jedoch die oberflächliche Ectodermschicht mit einwächst. Sie bildet einen aus zwei Zelllagen bestehenden verticalen Strang, welcher zwischen beiden Hälften der Anlage, aber nicht deren Grund erreichend, sich einschiebt. Nach der Abschnürung vom benachbarten Ectoderm entsteht durch Auseinanderweichen jener beiden Zelllagen der *Centralcanal* des Rückenmarks. Für eine cänogenetische Deutung dieses Vorgangs könnte dessen Causalmoment in dem raschen Aufbaue des Rückenmarks gesehen werden, so dass der Rinnenzustand zum Ausfalle kommt (E. Calberla, Zur Entw. des Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostei und der Petromyzonten. Morph. Jahrb. Bd. III). Ich ziehe die früher angeführte Deutung vor.

Fig. 491.



Centralnervensystem mit verkürztem Rückenmark von Orthagoriscus mola. *ol* Olfactorius. *opt* Opticus. *hp* Hypophyse *Vh* Vorderhirn. *Mh* Mittelhirn. *vc* Valvula cerebelli. *Hh* Hinterhirn. *R* Rückenmark. *a, b* Anschwellungen. (Nach B. Haller.)

Das Rückenmark endet bei vielen Teleostei mit einer ovalen oder kugeligen Anschwellung, auch vom Stör ist eine solche beschrieben, die jedoch schwächer ist und am Beginne der Caudalregion sich findet, von wo sie sich allmählich auslaufend in den Caudalcanal fortsetzt. Da bei manchen Knochenfischen gleichfalls noch eine Fortsetzung aufwärts in das heterocerke Körperende vorkommt, scheint dieser den Selachiern fehlende Befund mit der Umgestaltung des letzten Abschnittes der Wirbelsäule im Zusammenhang zu stehen. (Den Befund von Cypr. carpio siehe bei E. H. Weber, Arch. f. Anat. u. Phys. 1827. S. 316.)

Von den nicht seltenen Verkürzungen des Rückenmarks bei *Fischen* sind die bei Plectognathen bestehenden die auffälligsten, vergl. die nebenstehende Figur von Orthagoriscus mola. Da auch ein Filum terminale besteht, ist die Verkürzung zum Theil von einer Reduction eines Endabschnittes des Rückenmarks begleitet, zumal auch die Wirbelzahl dieser Thiere reducirt ist. Diodon und Tetrodon sollen sich ähnlich verhalten, auch Lophius piscatorius, bei welchem der Endfaden gleichfalls mit den langen, eine Cauda equina darstellenden Wurzeln der Spinalnerven seinen Weg zieht. Auch aus solchen Fällen geht die *Ungleichwerthigkeit* des Rückenmarks im Gegensatze zum Gehirn hervor. Der Organismus besteht auch bei so

bedeutender Reduction des einen Theils des Centralnervensystems, während der andere Theil, das Gehirn nämlich, nicht so tief sinken kann, ohne den Organismus zu zerstören.

In den *Anschwellungen* des Rückenmarks, mögen sie nur einzelne metamere Nervengebiete treffen, oder größere Abschnitte, erkennen wir Anpassungszustände an das periphere Verhalten; genauer bezeichnet, liegt darin eine centrale Veränderung, die von der Peripherie her entstand, und die uns den Einfluss der Außenwelt auf die innerste Organisation des Körpers deutlich bekundet. In diesem Falle ist es die *Ausbildung der Gliedmaßen*, indem die Vergrößerung der sensiblen Oberfläche mit einer Vermehrung der betreffenden Nervenbahnen verknüpft ist und die Zunahme der Muskulatur auch eine Zunahme der motorischen Formelemente bedingt, wobei für beiderlei Nerven in dem betreffenden Rückenmarksabschnitte auch eine Mehrung der Ursprungs- und Verbindungseinrichtungen, eine schließlich im Volum des Abschnittes sich aussprechende Vergrößerung zu Stande kommt. In einzelnen Fällen scheint die im Sacralcanal liegende Anschwellung des Rückenmarks zu enormem Umfange gelangt zu sein. Bei *Dinosauriern* mit großer Hintergliedmaße lässt eine Erweiterung des Sacralcanals auf eine ansehnliche Rückenmarksanschwellung schließen, und bei Stegosaurus stellt sich die Weite jenes Raumes sogar auf das Zehnfache der Schädelhöhle (O. C. Marsh, Amer. Journal of Sc. Vol. XXI. 1881).

§ 213.

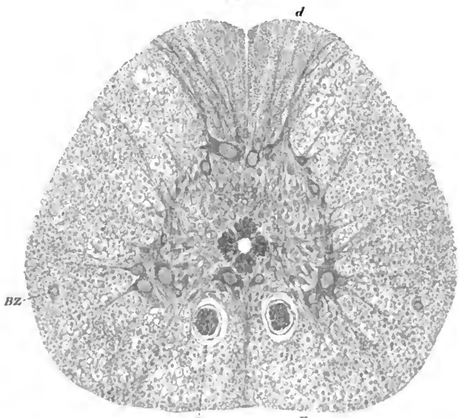
Die schon bei Amphioxus vorhandene Scheidung des Rückenmarks in zwei seitliche Hälften kommt bei den Cranioten noch schärfer zur Ausführung und findet sich ebenso in der *inneren Structur*. Unter den *Cyclostomen* ist das bandförmig abgeplattete Rückenmark bei Myxine (Fig. 492) median durch eine flache Rinne ausgezeichnet, welche die beiden Hälften abgrenzt. Von der Umgebung des Centralcanals aus ist die centrale Substanz in beiden Hälften entfaltet, der Gestalt derselben angepasst. Die Ganglienzellen sind damit weit von ihrer ursprünglichen Bildungsstätte entfernt, welche sie bei Amphioxus noch inne hatten. Größere Elemente finden sich dorsal in der Nähe des Centralcanals und haben Fortsätze in die dorsalen Wurzeln (Freud), die sich jedoch keineswegs ausschließlich aus solchen zusammensetzen. Andere große Nervenzellen sind lateral vertheilt; es sind die Ursprungszellen der ventralen (motorischen) Wurzeln. Dazu kommen noch kleinere Elemente, welche theils in der Nähe des Centralcanals, theils seitlich davon verbreitet sind. Es hat das schmale Band centraler Substanz bei Cyclostomen eine bedeutende Ausdehnung genommen. Auch das neurale Stützgewebe hat in Vergleichung mit Amphioxus Veränderungen erfahren. Außer den in radiäre Fasern übergehenden Ependymzellen sind ramificirte Zellen (Gliazellen) in der Ausdehnung der centralen Substanz verbreitet und durchsetzen mit ihren Büscheln den Fasermantel des Rückenmarks.

In der ansehnlichen äußeren Masse des Rückenmarks wiederholen sich auch bei der geänderten Gestalt des Ganzen die Verhältnisse von Amphioxus, besonders in so fern zweierlei an Stärke verschiedene Fasergebilde bestehen. Außer den feinen, überall verbreiteten Fasern bestehen noch *colossale Fasern* (Joh. Müller'sche Fasern) in reicher Menge. Sie fehlen nur in dem mittleren dorsalen Abschnitt gänzlich. Die mächtigsten sind ventral nahe der Mittellinie verbreitert (Petromyzon). Die übrigen sind im Allgemeinen von sehr verschiedenem Kaliber, so

dass man von Übergängen in feine Fasern sprechen kann. Gegen Amphioxus entbehren sie des Abgangs von Ganglienzellen, wie denn auch die Riesenzellen im Rückenmark fehlen, da aber die Fasern bis ins verlängerte Mark verfolgbar sind, wird dort ihre Beziehung zu Ganglienzellen wahrscheinlich.

Mit dieser in der Kürze gebotenen Darstellung der inneren Structur sind zugleich die Grundzüge für das Verhalten bei den *Gnathostomen* gewonnen, bei denen die mehr der Cylinderform genäherte Gestalt des Rückenmarks auch das innere Verhalten beherrscht. Man trifft hier wieder in der Umgebung des Centralcanals und von da nach beiden Hälften sich verbreitend die centralen Apparate, deren Complex die *graue Substanz* vorstellt, nachdem der sie umschließende, die leitenden Bahnen führende Fasermantel durch Umhüllung der Nervenfasern mit der Markscheide als *weiße Substanz* dagegen contrastirt. Die Vertheilung der grauen Substanz bei *Fischen* zeigt sich überwiegend in der ventralen Hälfte des

Fig. 495.



Querschnitt des Rückenmarks von Protopterus annectens. Vergr. *v* Ventralstrang. *d* Dorsalstrang. *m* Mauthner'sche Faser. *BZ* Burckhardt'sche Zelle. (Nach v. KÖLLIKER.)

Rückenmarks, wo sie nach dem weißen Mantel hin in verflochtene Züge sich auflöst. Auch dorsal erstreckt sich jederseits ein schwacher Zug bis nahe an die Oberfläche. Neuroglia bildet die Grundlage dieser grauen Substanz, in welcher Ganglienzellen vertheilt sind. Die größeren derselben, nicht sehr reichlich, finden sich im ventralen Abschnitte. Die weiße Substanz, nach beiden Hälften des Rückenmarks durch septale Ependymfasern geschieden, lässt ihre Fasern von ver-

schiedenem Kaliber erkennen. Die feinsten sind dem dorsalen Abschnitte, und zwar der medialen Region zugetheilt. Im ventralen Abschnitte kommen die stärksten vor. Jederseits verläuft hier noch eine Faser von sehr bedeutendem Kaliber nahe am medialen Theile der grauen Substanz (Mauthner'sche Faser) von bedeutendem Umfange bei Dipnoern (Fig. 495 *m*). Sie sind wohl ein Überrest der Müller'schen Fasern bei Cyclostomen und der Riesenfasern von Amphioxus. Sie werden bei Selachiern und manchen Teleostiern vermisst.

Die Mauthner'schen Fasern bestehen aus einem Fibrillencomplex, wie sich besonders bei Protopterus ergab, bei welchem auch der Abgang feiner Zweige während des Verlaufes zur Wahrnehmung kam (BURCKHARDT). Sie kreuzen sich am Boden der Rautengrube in der Nähe des Austrittes des Acusticus und verlaufen dann zu je einer sehr großen Ganglienzelle, die als ihr Ursprung zu gelten hat (Acipenser. GORONOWITSCH). Einer der Fortsätze dieser Zelle wird in die Acusticusbahn übergehend angegeben (GORONOWITSCH), von Anderen bestehen differente Angaben, die nur im Allgemeinen in der Beziehung zum Acusticus übereinkommen.

Während die Oberfläche des Rückenmarks erwachsener Thiere keine gangliösen Bestandtheile aufweist, sind solche in den frühen Lebensperioden beobachtet. Es sind ansehnliche, multipolare Ganglienzellen, welche unmittelbar, dorsal in zwei Reihen sich darstellend, bei Raja, Acipenser, Lepidosteus und Salmo fario wahrgenommen sind und allmählich zu Verlust gehen (ROHON, BEARD, V. KUPFFER). Ihre Bedeutung ist unbekannt, aber es ist nicht unwahrscheinlich, dass sie »ancestrale Elemente sind, die auf Amphioxus zurückleiten« (V. KUPFFER).

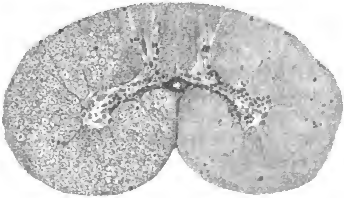
Bezüglich des Rückenmarks der Fische s. die für das Nervensystem verzeichnete Literatur, ferner J. OELLACHER, Beitr. z. Entw. der Knochenfische. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XXIII. A. GOETTE, Über die Entw. des Centralnervensystems der Teleostei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. B. HALLER, Über das Centralnervensystem, insbes. das Rückenmark von Orthagoriscus. Morph. Jahrb. Bd. XVII. Derselbe, Über das Rückenmark der Teleostei. Morph. Jahrb. Bd. XXIII. A. v. KÖLLIKER, Gewebelehre. 6. Aufl. Bd. II. 1. Hälfte. FRIDT. NANSEN, The structure and combination of the histolog. Elements of the centr. nervous system. Bergens Museums Aarsbericht. 1887.

In der von der Structur beherrschten Gestaltung des Rückenmarks beginnt bei den *Amphibien* mit der relativen Verkürzung der mediane Theil eine ventrale Furchenbildung, welche die beiden Hälften hier auch äußerlich getrennt erscheinen lässt. Dieser Sulcus ventralis medianus ist wohl das Product der bedeutenderen Ausbildung der ventralen Seitenmassen des Rückenmarks (Fig. 496). Sein Grund ist bei Urodelen dem Centralcanal fern. Mehr ist er ihm bei Anuren genähert, und die Furche stellt sich dabei als Spalte dar. Dieses Verhalten ist bei den *Sauropsiden* bedeutender ausgebildet und gelangt, wie auch bei *Säugethieren*, nahe an den Centralcanal heran.

In der Vertheilung der grauen und der weißen Substanz schließen sich die Amphibien noch den Fischen an, allein die Ganglienzellen treten zahlreicher auf. Die Masse der grauen Substanz vertheilt sich nach beiden Seiten von der Umgebung des Centralcanals aus nach dem ventralen wie nach dem dorsalen Abschnitte des Marks, jeweils einen Vorsprung bildend. Während der vordere schon bei Fischen deutlich war, kam der hintere dort nur schwach zur Entfaltung, am meisten bei Dipnoern, und befindet sich auch unter den Amphibien bei Proteus.

Salamandrinen, Geotriton, Triton (KÖLLIKER) auf einer tieferen Stufe, indem die Gesammtheit der grauen Substanz auf dem Querschnitt als ein Dreieck mit dorsaler Spitze erscheint. Bedeutender drängt sich die graue Substanz beiderseits ventral sowohl als dorsal vor bei Anderen, und bei den Anuren zeigt sich eine vordere breitere und eine hintere etwas verschmälerte Bildung im Querschnittsbilde, die *grauen Hörner*, die als vordere und hintere unterschieden sind. Die *Vorderhörner* führen die großen Nervenzellen, die bei Amphibien Andeutungen einer Gruppirung bieten, welche aber erst bei einer Vermehrung der Zellen, wie sie bei Vögeln und Säugethieren vorkommt, ausgeprägt erscheint. Die Hinterhörner, bei den meisten Amphibien breit, werden bei Sauropsiden zu stärkeren Vorsprüngen, welche bei Säugethieren schlanker sich darstellen. Gegen das Ende des Rückenmarks zu findet ein Zurücktreten der Hörner statt, und es ergiebt sich für die graue Substanz compactere Gestaltung, wie sie die meisten Amphibien auszeichnet.

Fig. 496.



Querschnitt des Rückenmarks von Siren lacertina. (Nach v. KÖLLIKER.)

Die Ausbildung der grauen Hörner bedingt auch eine Scheidung der weißen Substanz in Stränge. Die beiden Hinterhörner begrenzen lateral die (sensiblen) *Hinterstränge* (Fig. 496), deren Formation bereits bei Fischen durch feinere Fasern sich kund machte. Die Vorderhörner drängen in die *Vorder-Seitenstränge* ein, deren Scheidung durch die aus den großen Zellen der Vorderhörner kommenden motorischen ventralen Wurzelfäden gebildet wird. Den Vordersträngen sind bei manchen Amphibien (Siredon, Triton) Mauthner'sche Fasern erhalten geblieben, welche von da an verschwunden sind.

Für die feineren Structuren des Rückenmarks haben die letzten Decennien bedeutende Fortschritte in der Erkenntnis gebracht. Es würde zu weit führen, auch auf diese hier einzugehen, zumal für zahlreiche Punkte noch ein Schwanken der Meinungen obwaltet.

F. H. BIDDER und C. KUPFFER, Unters. über die Textur des Rückenmarks. 1857. C. KUPFFER, De med. spinal. in ranis. Dorpati 1854. K. R. BURCKHARDT, Hist. Unters. am Rückenm. der Tritonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV. SCLAVUNOS, Beitr. z. fein. Bau des Rückenm. d. Amphibien. Festschr. f. KÖLLIKER. 1892. E. TREUGOTT, Beitr. z. Anat. d. Rückenm. v. Rana temp. Dorpat 1861. GIULIANI, Sulla strutt. della midolla sp. della Lacerta viridis. Ric. fatti nel Lab. di Anat. di Roma. Vol. II. J. GRIMM, Beitr. z. Kenntnis des Rückenmarks v. Vipera berus. Arch. f. Anat. u. Phys. 1864. METZLER, De med. spin. avium textura. Dorpati 1855. M. DUVAL, Rech. sur le sinus rhomb. des oiseaux. Journ. de l'Anat. et de la Phys. 1877. E. BOHMANN, Beitr.

z. Hist. des Rückenmarks. Dorpat 1860. v. LENHOSSEK, Unters. über d. Rückenmark d. Maus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIII. W. WALDEYER, Das Gorilla-Rückenmark. Abh. der k. preuß. Acad. d. Wiss. Phys. Abth. Berlin 1888. A. v. KÖLLIKER, Gewebelehre. 6. Aufl. 1893.

C. Von den Hüllen des Centralnervensystems.

§ 214.

Die Einbettung des centralen Nervensystems in eine vom Achsenskelet des Körpers gebildete, bei den Cranioten vorn das Cranium, am übrigen Körper den Rückgratcanal darstellende Röhre ruft Beziehungen zu dieser Umänderung hervor. Mit der Entstehung des Rohres findet sich Bindegewebe ein, welches zwischen der Wand des ersteren und der Oberfläche der Nervencentren eine trennende Gewebsschicht abgiebt, die ebenso Perichondrium oder Periost wie eine Hülle des Nervencentrums vorstellt (*Meninx*). Dieses anfänglich allgemein spärliche Gewebe bildet den Ausgangspunkt von Sonderungen, welche sich für Gehirn wie für Rückenmark in den Hauptpunkten gleich verhalten. Eine äußere Lage gewinnt im Allgemeinen nähere Beziehung zum Skelet und stellt die Dura mater oder *Exomeninx* dar. Die innere Lage gestaltet sich zu einer directeren Umhüllung von Gehirn und Rückenmark, *Entomeninx*. Die Trennung beider geschieht durch Lymphspalten, die, allmählich zusammenfließend, einen continuirlichen Raum, den *Subduralraum*, entstehen lassen. Von der aus lockerem Bindegewebe bestehenden Entomeninx geht auch die Vascularisation des Centralorgans aus, indem in Begleitung jenes Gewebes Blut- und Lymphbahnen in jene Organe einsprossen, ein Process, welcher im Ganzen noch wenig gewürdigt ist. Das nähere Verhalten jener beiden Hüllschichten bedarf für die meisten Abtheilungen noch der genaueren Prüfung. Es ergiebt sich verschieden am Gehirn und am Rückenmark.

Am *Gehirn* führen die zwischen ihm und dem Cranium auftretenden Wachsthumsdifferenzen bei den *Fischen* zu bedeutenden Veränderungen der Exomeninx. Während die Entomeninx das Gehirn überkleidet, empfängt die äußere eine Veränderung, indem in ihr ein von Gefäßen durchzogenes Gallert- oder Schleimgewebe auftritt, welches den oft sehr bedeutenden Raum zwischen Gehirn und Schädelwand ausfüllt. Dieses Gewebe besteht bei Elasmobranchiern, Dipnoern und Knorpelganoiden, auch bei einigen Teleostei (Siluroiden, Gadiden, Esox). Bei Knochenganoiden und der Mehrzahl der Teleostei entstehen in dem Gallertgewebe Fettzellen, so dass dasselbe schließlich durch Fettgewebe ersetzt wird (SAGEMEHL). Dabei erhält sich der enge Subduralraum fast allgemein, und die der Schädelwand angeschlossene Schicht bleibt wie vorher Perichondrium oder Periost. *Wir erblicken in diesem Verhalten eine Anpassung an den cranialen Raum*, der sich mehr erweitert hat, als das in ihm befindliche Gehirn beansprucht.

Bei einer mehr dem Gehirn angepasst bleibenden Schädelhöhle kommt jenes Zwischengewebe nicht mehr zur Ausbildung. Die beiden Lamellen der Exomeninx, zwischen denen es entstanden war, bleiben vereinigt und die Entomeninx erhält sich durch den Subduralraum von ihnen getrennt. In ihr nehmen die Blutgefäße

des Gehirns ihre Verbreitung. Wie schon bei Fischen, wird sie auch von Lymphspalten durchsetzt, welche hin und wieder in größere Räume zusammenfließen. *Amphibien* und *Sauropsiden* lassen in der Hauptsache ein ähnliches Verhalten erkennen. Mit der Volumzunahme des Gehirns und der Ausbildung der grauen Rinde des Palliums bei Säugethieren tritt eine weitere Entfaltung der Lymphräume ein, und indem die Blutgefäße wenigstens mit ihren Ästen die tieferen Lagen der Entomeninx aufsuchen und sich von da direct ins Gehirn verzweigen, erscheint ein Gegensatz gegen die oberflächlich sich haltende Bindegewebsschicht. Obgleich noch durch ein bindegewebiges Balkenwerk mit der tiefen Schicht zusammenhängend, stellt jene Schicht an manchen Stellen eine zarte Membran vor, die *Arachnoides*, indess die tiefere, durch Blutgefäßreichthum besonders an den die graue Rinde überkleidenden Strecken ausgezeichnete, die *Pia mater* vorstellt, beide durch unter einander verbundene Lymphräume (*Subarachnoidealräume*) mehr oder weniger von einander getrennt.

Von Seite der Exomeninx kommen bei Säugethieren neue Einrichtungen zu Stande, wiederum Anpassungen an das Gehirn. Mit der Volumzunahme der Hemisphären tritt zwischen beide ein sagittaler Fortsatz in der Medianebene herab (*Falx cerebri*) und gleichzeitig kommt ein mehr querer Fortsatz zwischen Cerebellum und den Occipitallappen des Großhirns von hinten her vor (*Tentorium cerebelli*), so dass dadurch voluminöse Abschnitte des Gehirns von einander getrennt werden. Die Falx ist an ihrem hinteren Ende mit dem Tentorium im Zusammenhang, so dass sie dasselbe suspendirt. Die Entstehung beider leitet sich zunächst von einer Ausfüllung des zwischen jenen Hirntheilen befindlichen Raumes ab, und ihre Ausbildung entspricht im Ganzen jener der betreffenden Hirntheile.

Ein Fortschreiten des *Ossificationsprocesses* vom knöchernen Schädeldache auf jene Dura mater-Fortsätze lässt diese mehr oder minder knöchern erscheinen. So erstreckt sich bei Ornithorhynchus eine knöcherne Platte in die Falx. Bei manchen Beutelthieren ragt eine Knochenleiste in das Tentorium. Bedeutender ist die Ossification des letzteren bei Carnivoren, auch bei Pinnipediern, bei welchen auch noch der hintere Theil der Falx mit einbezogen ist. Ähnlich verhalten sich auch manche Walthiere (Physeter macrocephalus), indess bei anderen (Delphinen) nur das Tentorium eine Ossification besitzt. An diese Zustände reihen sich viele andere geringerer Art, in welchen von den Knochen aus Ossificationen in verschiedene Theile der Exomeninx sich erstrecken.

Am *Rückenmark* ergeben sich bei den *Fischen* ähnliche Verhältnisse wie im Gehirn, indem die Exomeninx mit ihrer äußersten Schicht als Perichondrium oder Periost erscheint und nach innen durch Gallertgewebe mit einer dünnen Grenzlamelle im Zusammenhang steht. Jenes Gallertgewebe ist in das im Cranium mächtiger bestehende gleiche Gewebe verfolgbar. Die Entomeninx bleibt auf ihrer indifferenten Stufe. Dünne hin und wieder sich spaltende Bindegewebslamellen, welche sich ebenso unter einander verbinden, finde ich bei Acipenser. An einzelnen Stellen springen Zellmassen in die interstitiellen Räume vor. Eine dünne der Oberfläche des Rückenmarks angeschlossene Lage hat bei Calamoichthys nach außen nur Spuren von Bindegewebe erkennen lassen und

erscheint vom parietalen Gewebe durch einen weiteren Raum (Subduralraum) getrennt. Bei *Amphibien* bestehen mannigfache Befunde. Vor der das Rückenmark unmittelbar umgebenden dünnen Schicht stehen bald mehrfache andere im Zusammenhang, welche mit weiten Lücken versehen, einen Theil des perineuralen Raumes erfüllen, bald ein regelmäßigeres Verhalten darbieten. Es giebt sich dann noch eine außerhalb der unmittelbaren Rückenmarkshülle befindliche, sehr feine Membran zu erkennen, welche mit ersterer theils durch radiale, theils durch schräge Züge und Blätter zusammenhängt, und einen weiteren Lymphraum umschließt (Menobranchus). Bei höheren Wirbelthieren tritt eine Spaltung in *Arachnoides* und *Pia mater* ein, aber auch die Exomeninx erfährt Veränderungen, besonders bei *Säugethieren*, indem ihre periostale Lamelle von der medullaren, wie am Gehirn der Fische sich gesondert erhält (Duralsack) und den Zwischenraum durch Blutgefäße, Lymphbahnen und Fettgewebe ausgefüllt darbietet. Mit der Verkürzung des Rückenmarkes folgt auch der Duralsack eine Strecke weit und deutet auch dadurch auf die erworbene Unabhängigkeit von der periostalen Lamellle.

Das den Säugethieren zukommende *Ligamentum denticulatum* ist ein Rest des ursprünglichen Zusammenhanges sämmtlicher Hüllmembranen. Was eine Verstärkung der innersten Entomeninx durch einen in seiner Lage der medialen Befestigung des Ligamentum denticulatum entsprechenden, von BURCKHARDT (l. c.) bei Selachiern, bei Protopterus und beim Sterlet aufgefundenen platten Längsstrang bedeutet, der bei letzterem aus je zwei Strängen besteht, ist ungewiss. BERGER hat dieses Gebilde am Rückenmark mancher Amphibien und Reptilien gesehen (E. BERGER, Über ein eigenthümliches Rückenmarksband. Sitzungsber. der Wiener Acad. Math.-naturw. Classe. Bd. LXXVII. 3. Abth.). Ich finde es in mehr ventraler Lage bei Calamoichthys und bei Menobranchus. Es kommt ihm somit eine weite Verbreitung zu. Beim Stör liegt es noch mehr ventral und scheint jederseits, wie beim Sterlet, aus zwei Abtheilungen zu bestehen. Die Vergleichung mit dem Ligamentum denticulatum halte ich für nicht durchführbar, denn es fehlt das charakteristische Verhalten des letzteren: der durch es vermittelte Zusammenhang zwischen Exo- und Entomeninx und auch die Örtlichkeit ist nicht immer dieselbe, wie aus vorstehenden Angaben hervorgeht.

Über die Gehirnhäute der Knochenfische s. SAGEMEHL, Beitr. z. vergl. Anat. der Fische. II. Morph. Jahrb. Bd. IX.

II. Vom peripherischen Nervensystem.

Allgemeines.

§ 215.

Das peripherische Nervensystem umfasst die Bahnen, auf welchen Leitungen vom Centralnervensystem zu peripherischen Organen und umgekehrt bestehen. Diese Bahnen, in Nervensträngen und -Fäden sich darstellend, zeigen sich in bestimmter Anordnung und ergeben sich *abhängig von den peripherischen Endorganen.* Diese beherrschen Volum und Verlauf der Nerven. Mit der Ausbildung der Muskulatur oder bestimmter Muskeln wächst das Volum der bezüglichen Nerven und

erfährt in gleicher Weise Reductionen mit der Rückbildung der ersteren. Lageveränderungen an den Muskeln, Wanderungen derselben, haben eine Anpassung der Nerven an den neuen Zustand im Gefolge. Der Nerv verlängert sich mit der Entfernung des Muskels von seiner ersten Stätte, und kommt zugleich in neue Beziehungen auf seinem Verlaufe. Bei den sensiblen Nerven ist es wieder die Ausbildung der Endapparate, welche das jeweilige Volum der Nerven beeinflusst. Eine zweite Veränderung der Nerven geht Hand in Hand mit einer räumlichen Veränderung des Endgebietes, welches sich beschränken oder vergrößern kann. Ein Nerv, der in einem Fall ein feines Fädchen darstellt, wird in einem anderen Fall zu einem mächtigen Stamm, der bald flächenhaft reich verzweigt, bald über große Körperstrecken in die Länge verlaufend sich darstellen kann.

Durch solchen Einfluss des peripherischen Verhaltens ändert sich die Gestalt der Vertheilungsart eines Nerven. Untergeordnete Zweige erscheinen in stärkere Äste verwandelt und können schließlich einen Nervenstamm vorstellen, der seinen Rang aus der Ausbildnng seines Endbezirks empfing. Wie der letztere sich in Variationen zeigt, so ergiebt sich auch eine bedeutende Mannigfaltigkeit in der Configuration der Verästelung der Nerven, und dieses findet an einem und demselben Nerven in verschiedenen Abtheilungen statt. Zur richtigen Beurtheilung solcher Zustände hat die Vergleichung auf die Endgebiete sich zu erstrecken, da an *diesen allein die Causalmomente für die Veränderung zu erkennen sind*. Eine andere Art der Anordnung erscheint in der Verbindung mehrerer am Ursprung getrennter Nerven. Auf ihrem Verlaufe bilden Nerven Verbindungen unter einander, einfacheren Zusammenschluss (Anastomosen) oder *Geflechte*, aus denen neue Combinationen hervorgehen. Sie sind ebenso die Producte von Umgestaltungen im peripherischen Gebiete. Durch Combinationen von Muskeln müssen jene Verbindungen von deren Nerven entstehen, die sich bei neuen Umgestaltungen wieder lösen, aber in anderer Art, als sie entstanden sind, und daraus neue Einrichtungen hervortreten lassen. Die geringere oder reichere Geflechtbildung entspricht genau dem peripherischen Verhalten der betreffenden Nerven zu deren Endorganen, und welchen Weg eine Muskelgruppe bis zu ihrer definitiven Ausgestaltung durchläuft, kann aus dem Verhalten der Nerven im Plexus gefolgert werden.

Diese Erwerb und Verlust in den Endorganen in sich begreifenden Veränderungen sind nicht minder *bedeutungsvoll für die Centralorgane*. Was an der Peripherie sich verändert, findet in jener seinen Reflex, d. h. sowohl untergehende als auch neuentstehende Nervenbahnen, letztere nicht gerade als neue Nerven, sondern als Vermehrungen der Bahnen in bereits vorhandenen Nerven gedacht, können nur mit Veränderungen der centralen Apparate erscheinen. Es handelt sich hier nicht nur um Volumsänderungen, sondern auch um Änderungen der Lage der centralen Bestandtheile und die von diesen eingegangenen Wechselbeziehungen. Das Product dieser von außen her entstandenen Einwirkungen erscheint an den Centralorganen als *Differenzirung*, wie sie sich an den Bestandtheilen des Rückenmarks und des Gehirns in mannigfaltiger Weise kund giebt.

Sonderung der grofsen peripherischen Nervengebiete.

§ 216.

Man ist gewohnt, die peripherischen Nervenbahnen nach der Trennung der Centralorgane in *cerebrale* und *spinale* zu ordnen. Da aber das Gehirn der Cranioten sich aus zwei sehr verschiedenen Abschnitten aufbaut, einem primitiven Theile, dem Archencephalon oder Urhirn, und einem erst bei den Cranioten aus dem Rückenmark gesonderten Metencephalon, Nachhirn, wird auch dieser Umstand bei Eintheilung der peripherischen Nerven nicht außer Betracht bleiben dürfen. Wie wir bei Amphioxus das Archencephalon nur mit einem wahrscheinlich als Riechorgan fungirenden Gebilde im Zusammenhang stehen sehen, und aus einer Pigmentbildung auf ein einmal vorhandenes Auge schließen, also zwei differente Sinnesorgane damit in Verbindung annehmen müssen, so sind solche Organe auch bei den Cranioten die einzigen, welche von dem in Vorder-, Zwischen- und Mittelhirn umgestalteten Urhirn ihre nervösen Bestandtheile beziehen. *Alles Andere was als Hirnnerv bezeichnet wird, entstammt nicht jenem Urhirn, sondern dem primären Hinterhirn, welches bei Amphioxus noch indifferent, d. h. eine nicht einmal abgegrenzte Strecke des Rückenmarks ist.*

Es ergiebt sich daraus zunächst das Bedürfnis einer Ablösung der zu jenen beiden Organen tretenden Nervenbahnen von allen übrigen peripherischen Nerven. *Olfactorische Nerven und Opticus sind besondere Bildungen*, und jede hat wieder ihre Eigenthümlichkeit, wie ich das vor langer Zeit (1870) betont habe. Diesen »Nerven« stehen die übrigen gegenüber. Wenn auch die beiden ersten Nervenpaare, die aus dem Rückenmark der Acranier abgehen, in ihrem Verlauf etwas andere Verhältnisse als die übrigen Spinalnerven desselben darbieten, so ist dieses aus dem eigenartigen Verhalten ihres Gebietes verständlich und giebt keinen triftigen Grund ab zu einer principiellen Trennung von den anderen. Wir erblicken somit in der Reihe der Nerven bei Acraniern (s. § 199) im Wesentlichen *gleichartige* Bildung, wenn auch für die ersten manches Untergeordnete durch die Anpassung an das periphere Gebiet in Modification erscheint.

Wenn wir aber jene Rückenmarksportion, welche bei Amphioxus noch indifferent, d. h. noch gleichartig mit dem übrigen Mark sich darstellt, bei den Cranioten zum primären Hinterhirn differenzirt sehen, *so folgt daraus, dass die von letzterem entsendeten Nerven jenen entsprechen müssen, welche bei Amphioxus jener ersten Rückenmarksstrecke entspringen.* Die bei Amphioxus noch nicht ausgesprochene Grenze erscheint bei den Cranioten mit der Differenzirung des primären Hinterhirns oder des Nachhirns. Da die Nerven desselben dem Kopfe, vorzüglich der Kiemenregion angehören, so ergiebt sich daraus im Rückschluss auf Amphioxus, dass bei diesem jener Theil des Rückenmarks dem Hinterhirn entsprechen wird, welcher die Kiemen versorgt.

Mit dem eine Concentrirung der nervösen Centralorgane ausdrückenden Anschlusse des Hinterhirns an die Sonderungsproducte des Urhirns erhalten auch jene Nerven ein Recht als »Gehirnnerven« bezeichnet zu werden, allein es ist

dabei nicht zu vergessen, dass sie von spinaler Herkunft sind, wie sehr auch bei einem Theil derselben eine Verschiedenheit von den übrig gebliebenen Spinalnerven zum Ausdruck gekommen ist. Es scheint mir festzustehen, dass die Vergleichung der Nerven von Amphioxus und den Cranioten nur jenes Resultat liefern kann, welches die Nerven des Nachhirns von spinalen Nerven ableitet, d. h. von solchen, welche bei Acraniern dem vorderen Körpertheile angehören, so weit in demselben die Innervirung der Kiemen sich erstreckt. Darin liegt aber schon bei Acraniern der Beginn einer Verschiedenheit. Sie beruht jedoch nur im peripheren Gebiet, und es sind in Bezug auf den Ursprung im Rückenmark und zum großen Theile noch im Verlaufe dieselben Nerven, welche an jener Strecke den Kiemenapparat mit versorgen, während sie auf der hinteren Strecke nur der Rumpfwand angehören. In dieser Beziehung eines Theiles der Spinalnerven zu den Kiemen liegt aber auch der Ausgangspunkt für die Sonderung der ersten, die sich bei den Cranioten vollzogen hat, Veränderungen am Kiemenapparate und anderen Theilen der Kopfregion erscheinen als Causalmomente nicht nur für die Zusammenziehung des vorderen Rückenmarkabschnittes zum Hinterhirn, sondern auch für zahlreiche an den Nerven der letzteren auftretende Umgestaltungen. So entsteht eine *zweite Abtheilung* von Nerven, welche aber dem Gehirn der Cranioten erst zugekommen sind, wie der Boden, auf dem sie entspringen, sich erst secundär dem Gehirn (Urhirn) anschloss. Was ferner als Spinalnerv sich erhält, bleibt dem Rumpfe zugetheilt, wenn auch von diesem nochmals einige wiederum den Nerven des Nachhirns sich anschließen können.

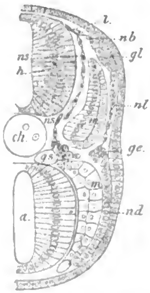
Die Beurtheilung der peripherischen Nerven in der dargelegten Weise ist *in der Hauptsache* schon vor langen Jahren von mir ausgeführt (Die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältnis zur Wirbeltheorie des Schädels. Jen. Zeitschr. Bd. VI. 1870, und Unters. zur vergl. Anat. III. 1872).

Die seitdem unendlich genauer erforschte Organisation von Amphioxus lieferte auch in jenen Fragen das wichtigste Vergleichungsobject. Wenn es auch nicht mehr, wie es damals in hartnäckigster Art geschah, bestritten ist, dass Amphioxus ein Überrest niederster Vertebratenorganisation sei und dass von hier aus die weit davon entfernten Craniotenzustände in dunklen Punkten Licht empfangen könnten, so ist doch der Werth jenes Vergleichungsobjectes nicht sicher bestimmbar. Es liegen in der Organisation von Amphioxus manche Einrichtungen vor, welche eine gewisse Divergenz bezeugen. Die Cranioten für *directe* Nachkommen des einzig in Amphioxus und den nahe verwandten Gattungen bekannten Acranierzustandes zu erklären, wird wohl Niemand beikommen; und doch gehen Versuche in dieser Richtung, indem ohne Berücksichtigung der Gesammtorganisation Manches ohne Weiteres auf Craniotenbefunde bezogen wird, so dass die Vergleichung nicht auf sicherer Unterlage ruht. Auf der anderen Seite bestehen in der Amphioxusorganisation als Fundamente zu bezeichnende Einrichtungen, in denen Ausgangszustände für die Cranioten zu erkennen sind. Man kann diese wohl in Abrede stellen und für die Cranioten ganz andere Zustände voraussetzen, aber man kann nicht die Bedeutung von Amphioxus in jenem Sinne anerkennen und gerade die Organisation des Nervensystems als etwas durchaus Fremdes betrachten.

Wenn sich aus der Vergleichung der Acranier mit den Cranioten ein Grund ergiebt, die Nerven der Kopfregion als homodynam mit Spinalnerven zu beurtheilen, so entsteht dagegen eine Einschränkung dieser Homodynamie durch die Ontogenese.

Diese lehrt für beiderlei Nerven eine differente Entstehung kennen und andere Lagebeziehungen. Die Nervenanlagen erstrecken sich in der Kopfregion nach außen vom Mesoderm, während jene am Rumpfe medial von demselben ziehen. Bei den Cyclostomen Ammocoetes ward von Kupffer im vorderen Kopfgebiete eine doppelte Bahn für die Nerven angegeben. Die aus der Wurzelleiste hervorsprossenden Nerven verzweigen sich lateral und medial. Der mediale Zug gabelt sich wieder, mit einem Aste zur Kante des Mesoderms, mit einem anderen zieht er ventralwärts, zwischen Mesoderm einerseits und Gehirn und Chorda andererseits (Fig. 497). Der laterale Ast (l) des Nervenstammes begiebt sich sogleich unter das Ectoderm zu einem »Ganglion laterale« (gl) und setzt sich zum »Ganglion epibranchiale« (ge) fort. Dieser Abschnitt bildet nach Kupffer das *branchiale System* der Kopfnerven, während der mediale Zug das *spinale System* repräsentirt. Es beständen also hier zweierlei Arten von Nerven, davon die eine für die Kiemenregion specifisch wäre. Von den spinalen Nerven sind aber nur das dorsale Paar und ein ventrales, welches sich der vorderen Wurzel eines Rückenmarksnerven homodynam verhält, zum Nachweise gelangt.

Fig. 497.



Ammocoetes-Querschnitt. *h* Hinterhirn. *l* Wurzelleiste. *nb* Branchialnerv. *gl* Ganglion laterale. *ge* Ganglion epibranchiale. *gs* Ganglion sympathicum. *m* Mesoderm. *nd* subepidermoidale Lage, aus welcher die Fortsetzung der Branchialnerven sich anlegt. *ch* Chorda. *a* Darm. *ns* Spiralnerv. *nl* Branchialnerv. (Nach v. Kupffer.)

In wie fern diese hier nur in Kürze angegebenen Einrichtungen fundamentaler Natur sind und einen Ausgangspunkt für die Gnathostomen abgeben können, ist nicht bestimmbar. Der Umstand, dass bei den Cyclostomen in der Kopfregion schon sehr frühzeitig ganz bedeutende Veränderungen vor sich gingen, wie schon die Erstreckung der Kiemen weit in den Rumpftheil des Körpers in jenen Stadien darthut, muss zur Vorsicht mahnen, zumal da nicht einmal der fragliche Branchialnerv bestimmt worden ist und wir nicht wissen, ob wir es mit Facialis, Glossopharyngeus oder einem Vagusaste zu thun haben. Die Entstehung eines Craniums setzt nicht minder bedeutende Veränderungen den Acraniern gegenüber voraus. Gleichwohl ist im Allgemeinen das Verhalten mit jenem bei den Gnathostomen in vielen Punkten in Übereinstimmung erkennbar. Für Vieles aber bestehen hier offene Fragen, die wohl erst nach genauer Kenntnis der Schicksale aller Abkömmlinge des Mesoderms, besonders hinsichtlich der Muskulatur, eine Lösung finden werden. Dass ein Spinalnerv und ein Branchialnerv einer und derselben Örtlichkeit (der Wurzelleiste) entspringen, deutet entschieden auf einen cänogenetischen Zustand. Bei den übrigen Cranioten sind die Branchialnerven Hirnnerven, welche niemals mit Spinalnerven in gemeinsamem Ursprunge gefunden worden, ebenso wenig als ein solcher auf den Petromyzonbefund bezogen werden kann. Wie sich das lösen wird, mag abzuwarten sein. Zu einer Grundlage für die Beurtheilung der Vertebratennerven bietet jene dargestellte Thatsache zu wenig Sicherheit.

Wie oft ontogenetische Ergebnisse sich dem Verständnis entziehen, lehren auch die Beziehungen des Austrittes der Gehirnnerven zu den Mesodermsegmenten (Somiten), worüber sehr schwankende Angaben bestehen, welche die letzteren als numerisch sehr variirende Bildungen erscheinen lassen. Mir scheint hier der Fall vorzuliegen, dass eine embryologische Thatsache in ihrer Abweichung von dem definitiven Zustande erst selbst zu erklären ist, bevor sie zur Erklärung anderer Zustände als Ausgangspunkt dienen kann.

Die Verschiedenheit der Nerven der Kopfregion, auf welche Art sie auch mit

dem Cranium erworben sein mag, nehmen wir als Grund einer Trennung von den übrigen oder Spinalnerven, und bringen beide zur gesonderten Betrachtung.

VAN WIJHE, Über die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. K. Acad. d. Wiss. in Amsterdam. 1882. V. KUPFFER, Die Entwickelung der Kopfnerven der Vertebraten. Verhandlungen der Anat. Ges. zu München. 1891. S. 22.

Von den Gehirnnerven.

Nerven des Urhirns.

§ 217.

Die von dem Gehirn abgehenden Nerven, im Maximum zwölf an der Zahl, sind nach den großen Gehirnabschnitten zu unterscheiden und zeigen sich als sehr differente Gebilde. Wir betrachten zuerst jene des Urhirns. Zwei Sinnesnerven stehen mit dem Urhirn in Zusammenhang, *Riechnerven* und *Sehnerv* vorstellend.

I. Olfactorius. Bei den ersten kann kein Zweifel sein, dass wir es mit peripheren Nerven zu thun haben. Es sind im Allgemeinen feine Fädchen (*Fila olfactoria*), welche die Oberfläche des beim Gehirn betrachteten Lobus olfactorius verlassen, um ins ectodermale Riechorgan einzutreten. Bei den *Cyclostomen* bieten die Nervenbahnen vom Abgang bis zum Eintritt ins Riechorgan nur eine kurze Strecke, und auch bei *Selachiern* ist dieses der Fall, der Lobus olfactorius folgt hier dem Riechorgan und hat bei weiterer Entfernung desselben vom Gehirn jenen Abschnitt mit diesem durch einen langen Stiel (Pedunculus olfactorius) im Zusammenhang. Ähnlich verhält sich Chimaera. Die Teleostei bedürfen noch genauerer Feststellung des Befundes bezüglich der Auffassung als Tractus oder als Nervus olfactorius. Eigenthümlich und noch nicht erklärt ist die Begleitung des Olfactorius an seiner ventralen Seite von einem selbständig entspringenden blassen Nerven bei Amia (ALLIS) und Protopterus (PINCUS). Nicht damit zusammenzuwerfen ist die Sonderung des Olfactorius in mehrfache Ursprungstheile bei Protopterus.

Bei den *Amphibien* gewinnt der aus dem Lobus olfactorius hervortretende Nervenstamm den Anschein eines peripherischen Nerven durch terminale Theilungen, so dass hier, so weit diese Verhältnisse bis jetzt bekannt sind, von einem »Nervus olfactorius« die Rede sein kann. Er löst sich zum Riechorgan in Zweige auf. Die Scheidung in einen dorsalen und einen ventralen Ast, wovon der letztere sich schon früher gesammelt hat (Gymnophionen), ist wohl ein niederer Befund. Bei den *Reptilien* trifft sich der Lobus olfactorius in einen Riechnerven fortgesetzt, der zum Grunde des Riechorgans zieht. Ähnlich verhält es sich bei den *Vögeln*, deren Riechnerv die Schädelhöhle gleichfalls fast allgemein durch eine einzige Öffnung verlässt. Bei den *Säugethieren* ist die Ausdehnung der Nasenhöhle bis an die Basis des Cavum cranii ein Causalmoment für etwas andere Verhältnisse, die aus den Lobi olfactorii kommenden Riechnerven gewinnen sofort den Austritt aus der Schädelhöhle, einheitlich bei Ornithorhynchus (OWEN), aber schon bei Echidna den Löchern der Lamina cribrosa gemäß in Bündel getheilt, welche bei den übrigen

Säugethieren je durch zahlreichere Fila olfactoria dargestellt sind. Dass die Nervenfasern auch in histologischer Hinsicht sich von den cerebro-spinalen unterscheiden, harmonirt mit der ihnen zukommenden Stellung.

II. Für den **Opticus** bietet die Genese, die ihn sammt der Retina des Auges aus der Gehirnanlage hervorgehend zeigt, die Erklärung eines wieder anderen Verhaltens. Im Allgemeinen erscheint er zwar wie der Riechnerv als peripherischer Nerv, denn das Sehorgan ist mit seiner Entfernung vom Gehirn zur Peripherie gelangt und der Opticus bildet die von daher zum Gehirn leitende Bahn. Aber dass Hüllen vom Hirn und von der Schädelhöhle auf den Sehnerven fortgesetzt sind und dass Neuroglia den Nervenfaserbündeln ein Stützwerk abgiebt, deutet die Sonderung aus dem Centralorgan an und zwingt zu einer anderen Auffassung. Es ist daher nicht unrichtig, ihn geradezu als einen Theil des Gehirns zu betrachten (M. FÜRBRINGER), sowie auch seine Fasern nicht mit peripheren übereinkommen. Somit liegen hier eigenartige Verhältnisse vor.

Die Beziehung zum Gehirn bekundet sich auch in der Verschiedenheit des Verhaltens am Austritt. Der anfänglich mehr vom Mittelhirn und erst mit der Thalamusausbildung auch vom Zwischenhirn ausgehende Tractus opticus bildet bei Cyclostomen, Elasmobranchiern, Dipnoern und Ganoiden in dem *Chiasma* einen noch in der Gehirnbasis liegenden und hier noch quere Commissuren empfangenden Theil, so dass jeder Sehnerv vom anderen getrennt das Gehirn verlässt (Cyclostomen, Protopterus) oder nur einen kleinen Theil des ihn entsendenden Chiasmas erkennen lässt (Selachier, Ganoiden). Das Chiasma tritt bei den Teleostei vollständig zu Tage (Fig. 460), und während die ihm sonst verbundenen Quercommissuren an der Hirnbasis bleiben, wird der Tractus opticus der einen Seite in den Nervus opticus der andern unmittelbar fortgesetzt angetroffen (vergl. Fig. 494). Der links entsprungene pflegt dabei oberhalb des rechts entsprungenen zu liegen. Der eine Tractus kann auch zum Durchlass des anderen in zwei Bündel gespalten sein (Clupea). Zur wechselseitigen Durchsetzung in Bündel aufgelöst verhalten sich die Tractus der Sauropsiden und der Säugethiere, wobei das Chiasma mehr oder minder deutlich hervortritt. Ob die Kreuzung allgemein so vollständig sei, wie sie bei Knochenfischen sich ergiebt, ist noch zweifelhaft, doch ist auch für Säugethiere sicher, dass der bei Weitem größte Theil des Opticus aus gekreuzten Elementen sich aufbaut.

Die Form des Sehnerven ist fast allgemein cylindrisch. Bei einem Theile der Teleostei geht er aus jener Form in die eines in Längsfalten zusammengelegten breiten Bandes über, am deutlichsten bei Clupeiden, Pleuronectiden, Scomberoiden.

Durch VAN WIJHE wurde wahrscheinlich gemacht, dass der Opticus der erste, der Olfactorius der zweite Nerv sei.

Nerven des primären Hinterhirns.

§ 218.

Unter diesen begreife ich *alle* übrigen Hirnnerven, davon die Mehrzahl den Charakter von Spinalnerven und auch metamere Anordnung darbietet. Da die

Metamerie in der Kopfregion der Cranioten großartige Veränderungen erfuhr, die, theilweise auch ontogenetisch wiederkehrend, das primitive Verhalten nur durch die Vergleichung erschließen lässt, sind auch die Befunde der Nerven von da aus zu beurtheilen. Dabei werfen sich vor Allem zwei Fragen auf. Die eine hat das Verhalten der Nerven zum Nervencentrum zum Gegenstand, die andere betrifft das Verhalten zur Metamerie. Wenn wir bei Amphioxus sahen, dass dem Archencephalon das Rückenmark sich unmittelbar anschließt, an welchem der vorderste Theil zwar etwas modificirt, aber doch nicht dem *ganzen* primären Hinterhirn der Cranioten vergleichbar ist, sondern diese Bildung nur im ersten Beginn zeigt, so geht daraus hervor, dass das Hinterhirn aus dem Rückenmark entstand (vergl. S. 727). Daraus folgt wieder, *dass die bei Acraniern vom vorderen Abschnitt des Rückenmarks entsendeten Nerven bei Cranioten in Nerven des Hinterhirns zu suchen sind.* Jene Nerven erscheinen aber bei Amphioxus, abgesehen von den beiden ersten, mit den übrigen Spinalnerven *gleichartig*, und nur im peripheren Gebiet ergiebt sich in so fern eine Verschiedenheit, als die Kiemen von Nerven jenes vorderen Abschnitts versorgt werden. Es wird jener Rückenmarkabschnitt von Amphioxus dem Hinterhirn der Cranioten homodynam gelten müssen, so weit er zu den Kiemen Beziehungen besitzt. So wenig man dieses Verhältnis als Grund für eine principielle Scheidung der Spinalnerven von Amphioxus betrachtet, ebenso wenig kann man den Hinterhirnnerven der Cranioten ihre Abstammung von Spinalnerven absprechen, wenn man nicht etwa die Kopfregion der Cranioten als etwas in dem Acranierzustand gar nicht Vorhandenes annehmen und sie als etwas *absolut* Neues betrachten will, wie bereits oben ausgeführt wurde. Indem der Kopf der Cranioten aus einem dem Verhalten der Acranier ähnlichen Zustande der Indifferenz hervorging und das Hinterhirn in gleicher Weise entstand, so sind auch die Nerven der letzteren als Differenzirungen der noch bei Acraniern gleichartigen, d. h. indifferenten, noch nicht von den übrigen Spinalnerven verschieden gewordenen Nerven anzusehen.

Danach ergiebt sich die Möglichkeit, die bei Cranioten vorhandenen Kopfnerven auch bei den Acraniern zu erkennen, und in der That ist versucht worden, die einzelnen vorderen Nerven von Amphioxus in jenem Sinne zu deuten. So sehr es höchst wahrscheinlich ist, dass die Kopfnerven der Cranioten ihre Vorläufer bei den Acraniern besitzen und dass die beiderlei Nerven auf einander beziehbar sind, so wenig zuverlässig scheint mir die Ausführung jener Vergleichung, so dass ich sie nicht zu vertreten wage. Die vor der Mundöffnung gelegenen Körpermetameren von Amphioxus sind zwar bei Cranioten gleichfalls, wenn auch nur in ontogenetischen Zuständen angedeutet, aber es scheinen einmal sehr divergente Befunde für die einzelnen untersuchten Formen zu bestehen, und zweitens wäre auch bei der Ermittelung einer gleichen Zahl kein Gewinn, da bei den Cranioten nur eine geringe Zahl hierher gehöriger Nerven in Frage käme.

Damit stellen sich die Verhältnisse der Cranioten denen der Acranier gegenüber, und wir haben bei den ersteren mehr einen *Zustand der Indifferenz* zu erkennen, aus welchem der andere entstanden ist, ohne dass der Weg in den Einzel-

heiten streng nachweisbar wäre. Schon in dem Aufbau der Nerven ergeben sich bei Cranioten gegen die Acranier Differenzen.

Indem wir die in Rede stehenden Nerven des primitiven Hinterhirns oder des Nachhirns *in zwei Gruppen theilen,* umfasst die eine die der *Augenmuskelnerven,* solche die nur ventralen Wurzeln entsprechen und ein sehr beschränktes Gebiet versorgen. Mit solchen beginnt die Reihe und zeigt sich schon damit von Acraniern verschieden. Ich schließe sie in die Trigeminusgruppe mit ein, zumal mindestens einer dem Trigeminus seine Entstehung verdankt.

Die zweite Abtheilung sind aus vorderen und hinteren Wurzeln zusammengesetzte Nerven, welche in dieser Verbindung viel höher stehen als die Nerven der Acranier und sich ebenso von den Spinalnerven der niederen Cranioten unterscheiden, bei welchen noch keine Vereinigung dorsaler und ventraler Wurzeln besteht. Daraus ergiebt sich eine Differenz, welche den Hinterhirnnerven keinen so unmittelbaren Anschluss an die spinalen gestattet und sie vielmehr in einem von den letzteren selbständig erworbenem Zustand zeigt. Es ist beachtenswerth, dass diese Nerven in ihrer Zusammensetzung selbst bei differenten Abtheilungen niederer Cranioten mehr Übereinstimmendes darbieten, als im Verhalten der Spinalnerven sich kund giebt. So können diese Nerven in eine zweite Abtheilung zusammengefasst werden: Nerven mit spinalnervenartigem Typus und demgemäß auch *in metamerer Disposition.*

In der Vorführung dieser Nerven lassen wir uns von den Verhältnissen des Kopfes leiten. Indem an demselben ein vorderer Abschnitt durch mächtige Umgestaltungen aller Art ausgezeichnet ist, darin selbst bei niederen Wirbelthieren mit dem hinteren Abschnitt des Kopfes contrastirend, gewinnen wir Grund zur Aufstellung zweier Unterabtheilungen von Hinterhirnnerven, die ich nach den in ihnen die Vorherrschaft führenden Nerven als *Trigeminus-* und *Vagusgruppe* benannt habe. Darin soll keineswegs eine principielle Differenz Ausdruck finden, sondern nur ein Zustand, den die Nerven in Anpassung an ihre Gebiete kund geben. Zwischen beiden Abtheilungen nimmt das Ohrlabyrinth seine Lage. Im Beginn der Trigeminusgruppe finden sich Besonderheiten; sie bezeugen, dass der vorderste Kopftheil großartige Veränderungen durchlaufen hat. Hier kommt vor Allem die Entstehung des Auges in Betracht, oder vielmehr das Auftreten von zweierlei Sehorganen, deren eines in Rückbildung tritt, ferner die mit der Umgestaltung eines Visceralbogens zum Kieferbogen einhergehenden Veränderungen, die auch den Zungenbeinbogen seiner früheren Bedeutung theilweise entziehen. Mögen diese Verhältnisse im Großen uns im Zusammenhang ihrer Einzelheiten unbekannt bleiben, so sind doch manche vereinzelte Thatsachen darüber ans Licht gekommen und sprechen für den großen Umfang der Veränderungen.

Einen Überblick über die sämmtlichen Kopfnerven gewährt die folgende Figur (Fig. 498), auf welcher nur die Hauptstämme der Nerven dargestellt sind.

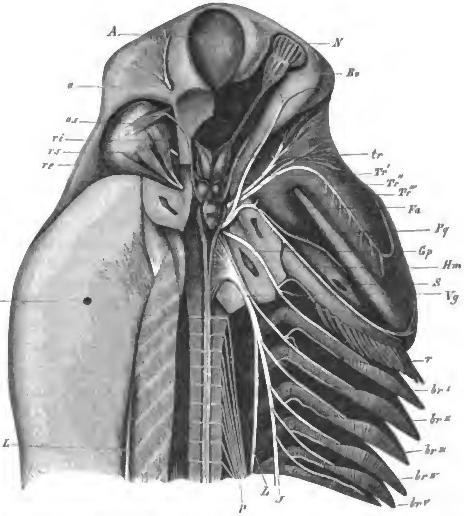
A. Trigeminusgruppe.

a. Augenmuskelnerven.

§ 219.

Die Nerven der Trigeminusgruppe im weiteren Sinne besitzen das Gemeinsame, dass sie an der vorderen Kopfregion sich verbreiten. So weit sie zur Kiemenregion Zweige entsenden, kommen nur die ersten, ihre ursprüngliche Bedeutung

Fig. 498.



Übersicht der Hauptstämme der Kopfnerven von Hexanchus grisens. Rechterseits sind sämmtliche Kopfnerven in ihren tieferen, von oben her sichtbaren Bahnen dargestellt. Die Schädelhöhle ist geöffnet, ebenso der Rückgratcanal, so dass Gehirn und Rückenmark bloßliegen. Das rechte Auge ist mit seinen Muskeln entfernt. Links ist nnr das Dach der Orbita weggenommen, so dass der Bnlbus mit den Muskeln sichtbar ist. Die rechtsseitige Labyrinth- und Occipitalregion des Craninms ist bis auf das Niveau der hier durchtretenden Nervenstämme abgetragen. *A* vordere Schädellücke. *N* Nasenkapsel. *Bo* Bulbns olfactorius. *Tr'* Ramus ophthalmicus (profundus) des Trigeminus. *a* Endzweig desselben anf der Ethmoidalregion. *Tr''* Ramus maxillaris superior. *Tr'''* Ramus maxillaris inferior. *tr* Trochlearis. *Fa* Facialis. *Gp* Glossopharyngeus. *Vg* Vagus. *L* Ramus lateralis. *J* Ramus intestinalis. *os* Musc. obliq. oc. sup. *ri* M. rectus internus. *re* M. rectus externns. *rs* M. rectus snperior. *S* Spritzloch. *Pq* Palatoqnadratum. *Hm* Hyomandibulare. *r* Kiemenstrahlen. *1—6* Kiemenbogen. *br*I—*br*V Kiemen. *P* Spinalnerven.

schon bei den Fischen verlierenden Bogen in Betracht. Es sind also im Gebiet dieser Nerven bedeutende Veränderungen erfolgt, welche auf Umgestaltungen der Nerven selbst wirken mussten. Somit bleibt hier wenig Primitives erhalten, und auch die Concrescenz von Nerven spielt eine Rolle dabei. Für die beiden ersten,

den *Oculomotorius* und den *Trochlearis*, verlangt die Zutheilung zu den Nerven des primären Hinterhirns eine Begründung, da ihr Austritt streng genommen nicht im Nachhirn stattfindet und ihre Ursprungskerne, besonders jener des ersten, im Gebiet des Mittelhirns sich vorfinden. Dennoch sind beide Nerven zum primären Hinterhirn gehörig (AHLBORN). Sie treten ebenso wenig streng vom Mittelhirn aus; es ist vielmehr für den ersten die *Grenze* von Mittel- und Hinterhirn, und für den zweiten ist es eine entschieden zum Hinterhirn resp. Cerebellum gehörige Localität (Valvula cerebelli). Für die besonders in den höheren Abtheilungen vorwärts gerückte Lage der Ursprungskerne dürften die Beziehungen der Nerven zur Augenmuskulatur ein Causalmoment bieten, welches ihren Ursprung dem Gebiet des Opticusursprungs näher gebracht hat. Dass Veränderungen in der Lage von den Kernen ventraler Wurzeln stattfinden, wird weiter unten dargelegt. Wenden wir uns nun den einzelnen Nerven zu.

1. (III.) Oculomotorius.

Dieser erscheint zwar wie eine *ventrale Wurzel*, aber es ist unsicher, ob nicht ein vollständiger Nerv ihm zu Grunde liegt. Er verlässt das Gehirn am vordersten Theil des Hinterhirns bei Cyclostomen (Petromyzon) (Fig. 453 *om*) und lässt auch bei Selachiern keinen Zweifel, dass er jener Region angehört, wenn auch bei den letzteren die Ursprungskerne bereits weiter nach vorn gerückt sind. Am meisten hat sich die Austrittsstelle bei den Säugethieren dem primitiven Zustand entfremdet, indem er hier am Beginn des Hirnstiels medial das Gehirn verlässt. Sein Verbreitungsgebiet ist zwar bei allen Cranioten das gleiche; es kommt einem Theil der Muskeln des Augapfels zu: M. rectus oculi superior und inferior, rectus internus und obliquus inferior. Allein bei Elasmobranchiern wird der Rectus internus vom oberen Ast innervirt, während es sonst vom unteren geschieht, und auch sonstige in der Art seiner Verzweigung und im Verlauf der Zweige vorhandene Verschiedenheiten begründen die Erkenntnis von Umgestaltungen im Gebiet auch dieser Muskulatur (ALLIS), wie dies auch theilweise aus dem Verhalten der letzteren selbst hervorgeht.

Während der Nerv durch jenes Endgebiet sich rein motorisch verhält, kann sein speciellerer Befund Anlass zu anderer Auffassung werden. Bei den Gnathostomen ergeben sich Beziehungen zu gangliösen Bildungen. Ganglienzellen finden sich im Stamm des Oculomotorius bei Selachiern, auch bei Amphibien und selbst bei Sauropsiden als größere oder kleinere Complexe, die nur einem Theil der Nerven zugehörig scheinen und eine Zusammensetzung der letzteren vermuthen lassen. In anderen Fällen wird die Einlagerung durch ein dem Oculomotorius ansitzendes Ganglion (*G. ciliare*) vertreten, welches Ciliarnerven entsendet (Säugethiere), oder ein vom Oculomotorius abgehender Ciliarnerv enthält zugleich die gangliöse Bildung (Sauropsiden). Man vermag in diesem Ganglion ein Spinalganglion, in dem ganzen Oculomotorius das Verhalten jener selbständigen Spinalnerven zu sehen (SCHWALBE), aber es sprechen auch manche Thatsachen dagegen. Wir lassen die morphologische Bedeutung dieser Befunde dahingestellt sein und

halten auch darüber die Entscheidung für noch nicht reif, ob der Nerv mit einem Theil des Trigeminus zusammengehöre.

In der Auffassung als einheitlicher Spinalnerv würde den die Ganglienzellen führenden Faserzügen die Bedeutung einer hinteren Wurzel zukommen, für deren Existenz einige Thatsachen sprechen, z. B. bei Säugethieren der Gudden'sche Tractus peduncularis transversus, welcher gegen den Austritt des Oculomotorius zu verläuft. Auch dass er bei Ganoiden (Lepidosteus) zwei Wurzeln besitzt, könnte hier ins Gewicht fallen. Während aber die eine (vordere) dem Oculomotoriusgebiete sich zutheilt und keine Ganglienzellen führt, enthält die andere (hintere) Ganglienzellen und bietet an der Verbindung mit der vorderen eine Anschwellung. Von den hier befindlichen Zellen setzt sich eine auf einen Ast der vorderen Wurzel, d. h. auf den eigentlichen Oculomotorius fort (H. Schneider). Hier wird klar, woher dem Oculomotorius die Ganglienzellen gekommen und auch die feineren Nervenfasern, die er centralwärts nicht besitzt. Es ist die sogenannte »hintere Wurzel«, *welche unzweifelhaft dem Trigeminus angehört*, denn nach der Verbindung mit dem Oculomotorius setzt sie sich, mit hinzutretenden Strängen aus dem gangliösen Theile des Trigeminus sich verbindend, in den Ramus ophthalmicus profundus fort.

Daraus muss die Frage entstehen, ob die dem Oculomotorius zukommenden Ganglienzellen und die dazu gehörigen feinen Nervenfasern nicht auch in den anderen Fällen, welche keine besondere »Wurzel« dafür besitzen, aus der gleichen Quelle stammen, derart, dass der bei Lepidosteus auch für andere Gebiete bestimmte Nervenstrang nur mit der in den Oculomotorius sich fortsetzenden Portion diesem gleich von Anfang an sich anschließt, indess der andere beim Ramus ophthalmicus profundus bleibt und höchstens später noch mit dem Ganglion ciliare sich verbindet. Aber all' das ist nicht sicher erweisbar und wir müssen zugestehen, dass hier noch keine feste Norm zu erkennen ist. Die Beachtung der für große Umgestaltungen Zeugnisse liefernden Kopfregion, für die auch die Ontogenese keine wirkliche Aufklärung bietet, bedingt für die Beurtheilung ihrer Bestandtheile die größte Vorsicht.

Für die Zugehörigkeit zum Trigeminus erhebt sich ein Bedenken in dem stets selbständigen Austritte des Oculomotorius. Man vergleiche dann den bestehenden Fall mit dem Verhalten der Nerven am Rückenmark, wo zwei different austretende Nerven (Wurzeln) einen Spinalnerven bilden, während solches für die Kopfnerven nirgends gegeben ist. Es müsste also für die Aufrechthaltung jener Auffassung (Pollard) für die Kopfnerven ein mit den Spinalnerven übereinkommender Zustand angenommen werden, wie auch ich das für nothwendig hielt. Dann wäre aber hier ein vereinzelter Fall erhalten geblieben.

Das *Ganglion ciliare* ist früher als »sympathisches Ganglion« gedeutet worden. Dass diese Ganglienzellen mit jenen des Sympathicus übereinkommen, hat G. Retzius erkannt, aber daraus allein möchte ich noch nicht die exclusive Bedeutung folgern.

G. Schwalbe, Das Ganglion oculomotorii. Jen. Zeitschr. Bd. XIII. H. Schneider, Über die Augenmuskelnerven der Ganoiden. Jen. Zeitschr. Bd. XV. W. Krause, Über die Doppelnatur des Ganglion ciliare. Morph. Jahrb. Bd. VII. J. Beard, The Ciliary or Motor oculi Ganglion of the Ophthalmicus prof. in sharks. Anat. Anz. Bd. II. S. 565.

2. (IV.) Trochlearis.

Dieser einzige an der Dorsalseite des Gehirns austretende Nerv verlässt dasselbe nach einer Kreuzung vor dem Cerebellum, obwohl er seinen Ursprungskern in ventraler Lage, hinter jenem des Oculomotorius besitzt. Ob aus

letzterem Umstande eine ursprünglich gleichartige Bedeutung mit dem Oculomotorius gefolgert werden darf, lassen wir dahingestellt. Er verlässt stets selbständig das Cavum cranii und endet im M. obliquus superior. Wenn er bei Fischen und auch bei Amphibien noch sensible Zweige zur integumentalen Umgebung des Auges entsendet, so dürfte das nicht ausreichen ihn zum Äquivalent eines Spinalnerven zu stempeln. Er ist vielmehr als ein aus dem Trigeminus (Trig. II) gelöster Theil zu betrachten, welcher Selbständigkeit gewonnen hat. Die Abspaltung vom Trigeminus ist bei Acanthias ontogenetisch nachgewiesen (E. K. Hoffmann, Morph. Jahrb. Bd. XXIV).

Bei Salamandra maculosa soll er durch den Trigeminus ersetzt sein. Es bestehen aber auch Angaben, nach welchen er beim Salamander vorhanden ist.

Die Zugehörigkeit des Trochlearis zum Trigeminus II geht auch auf andere Weise hervor, indem ein zweites Mesodermsegment den M. obl. oculi sup. anlegt, welches Segment zugleich dem Metamer entspricht, dem der Trigeminus II angehört (van Wijhe). Diese Bezugnahme auf die Mesodermsegmente beeinträchtigt nicht die oben dargelegte Auffassung derselben (S. 619) und steht mit derselben ebenso wenig im Widerspruch. Durch die Abstammung vom Trigeminus wird das Dunkel nicht erhellt, welches die Eigenthümlichkeit des Austrittes umgiebt und zu vielen Hypothesen veranlasste.

3. (VI.) Abducens.

Für diesen Nerven bestehen bei allen Gnathostomen sehr übereinstimmende Verhältnisse. Es verlässt das Hinterhirn bei Cyclostomen (Petromyzon) lateral dicht am Trigeminus (Fig. 453 *B, tr*), bei Gnathostomen ventral nahe der Medianlinie, bei Säugethieren hinter der Brücke. Bei Cyclostomen erscheint er als einheitlicher Strang, indess er bei Selachiern aus zwei Bündeln sich zusammensetzt. Diese Zusammensetzung aus getrennt austretenden Fäden kommt auch bei Sauropsiden wieder zum Vorschein. Allgemein ist der M. rectus oculi externus sein Endgebiet. Nur bei Petromyzon wird auch der Rectus inferior von ihm versorgt. Da aber der Rectus externus sowohl den Retractor bulbi als auch die Muskeln der Nickhaut bei Sauropsiden entstehen lässt, ist das Gebiet des Nerven beträchtlich erweitert.

Die Lage des Abducens im Gebiet metamerer Nerven verbietet ihn solchen als ebenbürtig zu erachten, so dass die Frage, wohin er gehöre, entstehen muss. Er scheint eine selbständig gewordene Portion einer reinen Wurzel des Trigeminus oder des Facialis zu sein, deren erste Zustände unbekannt sind. Im Verlauf kann der Nerv Beziehungen zum Trigeminus erlangen, indem er sich dessen Ganglion anlegt, auch dem ersten Trigeminusaste beigeschlossen sich zeigt (Protopterus, Amphibien).

Für die Beziehung auf den Trigeminus sprechen der dicht am Trigeminus erfolgende Austritt des Nerven, sowie der Anschluss seines Ursprungskernes an den Trigeminuskern (bei Petromyzon (Ahlborn), ferner die allgemeinen Beziehungen zum Auge, dessen Muskulatur im Großen dem Trigeminusgebiete angehört. Für die Zugehörigkeit zum Facialis kann angeführt werden, dass das den betreffenden Muskel anlegende Mesodermsegment von jenem des Trochlearisgebietes ontogenetisch gesondert ist, wie noch mehr von jenem des Oculomotorius.

Dass bei Säugethieren der Abducenskern Anschluss an den Facialiskern besitzt, kann gleichfalls jener Auffassung dienen. Der ihr entgegenstehende Petromyzonbefund ist aber damit nicht bedeutungslos, und es ist besser, die Frage der Zugehörigkeit des Abducens als noch nicht entschieden anzusehen, da wir doch in Bezug auf die Augenmuskulatur eine Solidarität innerhalb der Cranioten annehmen müssen.

Im *Gegensatze zu den Augenmuskelnerven* befinden sich die übrigen Kopfnerven, in so fern sie eine regelmäßige Vertheilung nach den Bogen des Visceralskelets erkennen lassen. *Es kommt dadurch an ihnen eine Metamerie zum Ausdruck*, welche viel vollständiger ist, und auch klarer als an den Augenmuskelnerven, für welche die dafür als Ausgangspunkte genommenen Myomerengebilde doch selbst keine einwandfreien Bildungen sind, wenn es sich um ihre Bedeutung für die Körpermetamerie handelt. Wenn alles ontogenetisch Erscheinende den phyletischen Gang in exactester Form repräsentiren soll, mag man auch jenen Muskelanlagen die fragliche Bedeutung zumessen, wobei man vergessen muss, dass sie in den höheren Abtheilungen gar nicht vorkommen, dass also der Ontogenie doch nicht jene Bedeutung zukommen kann.

Dass die Metamerie der Visceralbogen die ihnen folgenden Nerven gleichfalls metamer betrachten lässt, ist doch damit begründet, dass an den Nerven ein gleichartiges Verhalten erwiesen ist, wie es auch an den Bogen besteht, und dass die Verschiedenheiten an beiden sich von Anpassungen ableiten, welche Einzelne an neue Leistungen eingingen, wie es eben aus der Anordnung in der Reihe entsprang. Wer das Primitive vom Secundären nicht trennen mag, wird nur die Verschiedenheit sehen, aber nicht zu deren Verständnis gelangen.

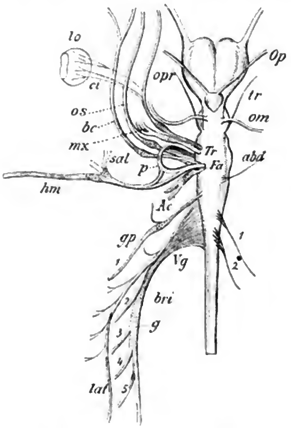
b. Nerven der ersten Visceralbogen (Trigeminus, Acustico-facialis).

Den beiden ersten Nerven ist nicht nur eine bedeutende Entfaltung am Kopfe gemeinsam, wodurch sie mit den Augenmuskelnerven contrastiren, sondern sie stehen auch unter einander in enger Verbindung, welche sich sogar bis auf die Austrittsstellen erstrecken kann. Während die letzteren für die höheren Abtheilungen deutlich abgegrenzt sind, kommt in den niederen durch größere Ursprungsselbständigkeit einzelner Portionen der Nerven oftmals eine Vermischung zu Stande, und es wird daher die eine oder die andere jener Portionen bald dem einen, bald dem anderen Nerven beigezählt. Wir nehmen dabei nicht etwa das Spiel eines Irrthums von Seite des Beobachters an, sondern vielmehr ein Schwanken noch nicht zu bestimmtem Verhalten gelangter Befunde, wie wir sie auch in noch beträchtlicherem Maßstabe in der peripheren Verbreitung aufzuführen haben werden. Auch asymmetrisches Verhalten ist beobachtet (Collinge).

Die mächtige Entfaltung der beiden Nerven steht im engen Connex mit der Ausbildung des ersten und des zweiten Visceralbogens und ihrer Adnexe, und dem daraus entstandenen bedeutenden Volum gerade dieses Abschnittes des Kopfes. Der zweite Nerv umfasst außer *motorischen* und *sensiblen* noch *sensorische*, die besonderen Hautsinnesorganen angehören und auch den Nerven der Vagusgruppe

zugetheilt sind. Aus diesen auch histologisch mit Verschiedenheiten erkannten Nerven erwächst eine bedeutende Complication, zumal in ihnen die beregten Variationen sich äußern. Da aber jene Sinnesorgane nur für den Aufenthalt im Wasser bestimmt sind, gehen sie mit dem Beginn des terrestrischen Lebens verloren. Die von ihnen aus entstandenen und centripetal entfalteten Nerven gehen damit ebenfalls zu Grunde. Sie werden auch als »N. laterales« unterschieden, da solche Nerven auch längs der Seite des Rumpfes verbreitet sind. Obgleich nur dem einen der vorzuführenden Nerven (Facialis) angehörig, treten sie doch auch in die Bahnen des anderen (Trigeminus), so dass wir schon hier ihrer gedenken mussten.

Fig. 499.



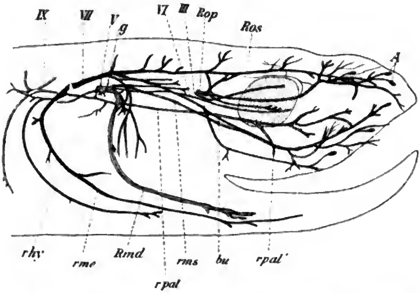
Gehirn von der Ventralseite der Kopfnerven von **Laemargus borealis**. *Op* Opticus. *tr* Trochlearis. *om* Oculomotorius. *abd* Abducens. *Tr* Trigeminus. *opr* Ophthalmicus profundus. *os* Ophthalmicus superficialis. *ci* Ciliarnerv. *lo* Auge. *Fa* Facialis. *mx* Maxillaris. *bc* Buccalis. *p* Geflechte zu *hm* Hyomandibularis. *sal* Palatinus. *Ac* Acusticus. *gp* Glossopharyngeus. *1—5* Kiemen. *Vg* Vagus. *bri* Branchio-intestinalis. *g* Ganglion. *lat* Ramus lateralis. *1, 2* N. occipito-spinalis. (Nach Ewart.)

N. trigeminus. (V.)

Die von mir zuerst (1871) erhobene Frage, ob der Trigeminus ein einheitlicher Nerv, oder ein solcher sei, welcher zwei Metameren repräsentire, ist seitdem in vielseitiger Behandlung einer Lösung entgegengegangen, wenn sie auch gegenwärtig noch nicht zum völligen Abschluss kam. Es handelt sich darum, ob mit dem dem Kieferbogen angehörigen Trigeminus, noch ein einem vorhergehenden Metamer zugehöriger Nerv als Ast verbunden sei, wie es aus dem bezüglichen Verhalten des Trigeminus namentlich bei seiner Vergleichung mit den folgenden Nerven scheinen müsste. Als solcher dem eigentlichen Trigeminus zugekommener Nerv ward ein **Ramus ophthalmicus profundus** erkannt. Dessen Ontogenese erwies sich selbständig, so dass er als Trigeminus I dem den übrigen Nerven umfassenden Trigeminus II entgegengestellt werden konnte. Die ontogenetische Thatsache ergab sich zwar weder in weiter noch weniger in allgemeiner Verbreitung, aber sie spricht doch laut genug, um nicht unbeachtet bleiben zu dürfen, und da sie schon bei Cyclostomen (vergl. Fig. 505 *ophth*) sich offenbart, erscheint die Einrichtung als eine alt ererbte, für alle Cranioten bedeutsam; in dem Befunde bei Crossopterygiern erhielt die auf die Ontogenese gegründete Annahme eine gewichtige Unterstützung. In ziemlicher Entfernung von dem Trigeminus verlässt bei Polypterus ein Nerv die Schädelhöhle. Er entspricht in seinem Gebiete dem

schon oben erwähnten Ramus ophthalmicus (POLLARD) (Fig. 500 *Rop*). *So wird hierdurch dem Nerven eine selbständige Bedeutung gegründet*, aber damit keineswegs auch die aus dem nachbarlichen Verhalten zum Oculomotorius entnommene Zusammengehörigkeit, gegen welche die bestehenden Gründe oben aufgeführt sind.

Fig. 500.



Kopfnerven von Polypterus bichir. Die römischen Zahlen bezeichnen die einzelnen Nervenstämme. *Rop* Ramus ophthalmicus profundus. *Ros* R. ophthalm. superficialis (fac.). *bu* Ramus buccalis. *rms* Ramus maxillae superioris. *Rmd* Ramus mandibularis. *rme* Ramus mandibularis externus. *rhy* Ramus hyoideus. *rpal*, *rpal'* Ramus palatinus. *g* Ganglion. *A* einige der Haut-Sinnesorgane. Auge punktirt. (Nach POLLARD.)

Die ursprüngliche Selbständigkeit des Ramus ophthalmicus profundus trigemini anerkennend, können wir doch auch die andere Thatsache nicht ignoriren, welche uns jene Selbständigkeit vergänglich, und den Nerven *im Anschluss an den Trigeminus* erweist. Wir haben es also hier mit einer neuen Zuständen weichenden Einrichtung zu thun, deren ursprüngliche Verbreitung, wie groß sie auch gewesen sein mag, uns doch im Speciellen unbekannt ist. Die Einrichtung ist aber von großer Bedeutung, da sie auf andere am Kopfe einmal vorhanden gewesene Structuren schließen lässt.

Von den Haien ausgehend habe ich die Äste des Trigeminus in Folgendem dargestellt:

1. *R. maxillae superioris*,
2. *R. maxillae inferioris*,
3. *R. ophthalmicus (R. ophthalmicus profundus)*,
4. (*R. ophthalmicus superficialis trig.*)

Der Hauptstamm ist der dem Kieferbogen folgende *R. maxillaris*, welcher als *R. maxillaris inferior* endet (Fig. 498 *Tr'''*). Er lässt auch Zweige in die Mundhöhle gelangen. Der dem Palatoquadratum zugetheilte und mit diesem ausgebildete *R. max. superior* ist entweder nur ein Ast des Stammes, früher oder später abgezweigt, oder er geht aus einer Theilung hervor, die zu dem ersteren Befund in allen Übergängen sich darstellt. Am Stamm ist eine Ganglienbildung mehr oder minder ausgeprägt.

Der *R. ophthalmicus profundus* (Fig. 498 *Tr'*) kommt im Verlaufe über den Sehnerven zur medialen Seite der Orbita. Er giebt Zweige an das Auge (N. ciliares), auch zur Nase, wobei er die Wand durchbohrt. Auch bei *Ganoiden* und *Teleostei* sind diese Nerven der Hauptsache nach vorhanden, wenn auch theils durch Verzweigung, theils durch Modificationen des Verlaufs in mannigfaltigen Abweichungen auftretend, wobei auch das knöcherne Skelet eine Rolle spielt. Das Gleiche gilt für die *Dipnoer* (PINCUS). Nicht selten erschwert die Auflösung des einen oder des anderen Stammes in zahlreiche kleine Äste die Vergleichung.

Die constanten Beziehungen des R. ophthalmicus profundus zum Auge erwecken die Vorstellung eines engeren Zusammenhanges mit diesem Apparate. In dieser Beziehung möchte ich an meine Beobachtung bei Hexanchus erinnern (Jen. Zeitschr. Bd. VI. S. 503), wo *ein Zweig des Nerven in den Augapfel eintrat* und hier zwischen Sclera und Chorioides eine Strecke weit verlief, *bis er wieder den Bulbus verließ*, um, mit einem anderen Zweige sich vereinigend, zur Nasenregion zu verlaufen. Es handelt sich also hier nicht etwa um den Eintritt von Ciliarnerven.

Die von mir von den Haien entnommene Darstellung der Trigeminusverzweigung hat sich als ein wichtiger Ausgangspunkt für die höheren Zustände erwiesen.

Die in der neueren Zeit sorgfältigere Unterscheidung der Componenten der verschiedenen Nervenbahnen, wie es besonders durch die histologische Prüfung möglich geworden ist, lässt mich von der Aufführung nicht weniger eigenthümlicher, auf dorsale Äste des Trigeminus zurückgeführter Wege absehen. Siehe besonders E. H. WEBER, MECKEL's Archiv f. Anat. u. Physiol. Jahrgang 1827 und H. STANNIUS, Nervensystem der Fische. Die neueren, zu wichtigen Resultaten gelangten Forschungen bedürfen nur noch einer über mehrfache Abtheilungen der Fische sich erstreckenden Verbreitung, um in der Vergleichenden Anatomie einen umgestaltenden Einfluss zu gewinnen. Ehe dieses möglich ist, scheint mir eine Einschränkung in der Behandlung der noch problematischen Thatsachen geboten.

Eine *Verbindung und Durchmischung mit dem N. facialis* besteht für viele Bahnen des Trigeminus und lässt jene Bestandtheile des Facialis, welche oben als sensorische Nerven oder Nervi laterales unterschieden sind, zur Verbreitung gelangen. Sie sind schon in ihren beim Abgange vom Gehirn bestehenden Stämmen im eigenthümlichen, vom übrigen Facialis, aber auch vom Trigeminus verschiedenen Verhalten.

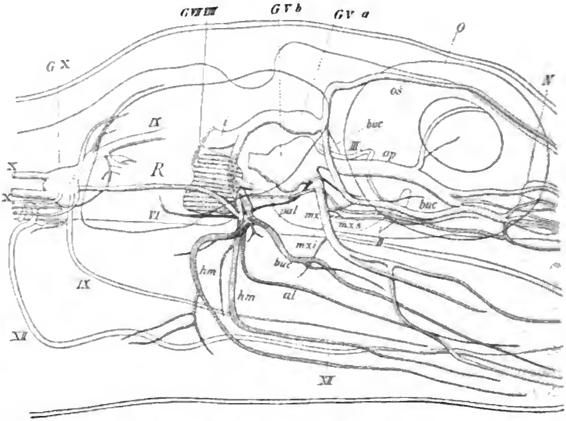
Den *Amphibien* hat sich eine engere Vereinigung der genannten beiden Nerven angebahnt, so dass wir die Darstellung des Trigeminus nicht ohne jenen Facialisantheil unternehmen können. Dem Trigeminus kommt ein sehr ausgesprochenes Ganglion zu. Wenn bei Fischen letzteres mehr am Stamme vertheilt erschien, tritt es hier deutlich hervor. Aus ihm kommt ein starker Ramus ophthalmicus profundus (Fig. 501 *op*) hervor, medial am Auge seinen Weg zum Riechorgan nehmend, und neben ihm verlässt das Ganglion der *Ramus maxillaris*, welcher nach Entsendung eines zuweilen sehr schwachen Maxillaris superior als *Maxillaris inferior* (Mandibularis) weiter verläuft. Der Maxillaris superior nimmt seinen Weg am Boden der Augenhöhle. Dieses dem eigentlichen Trigeminus zukommende Gebiet wird durch den Facialis zuweilen vergrößert. Eine auch zum Facialisganglion sich abzweigende Wurzel dieses Nerven (Fig. 501 *i*) geht über dem Trigeminusganglion (*GV b*) in

eine kleinere Ganglienbildung (Nebenganglion) (Fig. 501 *G Va*) ein, aus welcher in divergentem Verlaufe zwei Nerven hervorkommen. Der obere ist der *R. ophthalmicus superficialis* (facialis) in der oberen Augengegend nach vorn ziehend (*os*), während der andere einen *R. buccalis* (*buc*) vorstellt, auf infraorbitalen Wegen sich vertheilend. Er giebt eine gleichnamige Abzweigung zum *R. ophthalmicus superficialis*, der dem Maxillaris superior entstammt. Damit sind zweierlei Nerven auf dem gleichen Wege. Ob ein R. ophthalmicus trigemini bei Amphibien ausgebildet ist, muss als zweifelhaft gelten (PINCUS). Die dem Facialis zugezählten haben aber nur eine Dauer während des Aufenthaltes im Wasser, bei Perennibranchiaten und den Larven der Caducibranchiaten, so lange die erwähnten Hautsinnesorgane in Function stehen. Deren Reduction lässt den sensorischen Nerven schwinden, während der sensible an Umfang gewinnt, und daraus entsteht auch für den R. maxillaris superior eine Zunahme, aber auch ein Aufrücken seines Ursprungs vom Hauptganglion des Trigeminus (Fig. 502 *G V*). Der ontogenetische Befund entspricht aber auch dem phylogenetisch älteren, und bestätigt nur meine Deutung des Trigeminus, dessen R. maxill. sup. nur ein mit der Ausbildung des primären Oberkiefers entstandener Zweig ist. Nach jener Veränderung der Abgrenzung des R. max. sup., der aber immer dem Max. inferior nahe gerückt ist, hat beim erwachsenen Thiere der Trigeminus die Bedingungen seiner Benennung erfüllt, und erhält sich auch in den höheren Abtheilungen in diesem Zustande. Von der Facialisverbindung erhält sich ein zum Ganglion trigemini ziehender Faden. Der bei den Urodelen nur auf die sensorischen Nerven (N. lateralis) beschränkte Anschluss des Facialis an den Trigeminus wird bei Anuren ausgedehnter, und es kommt hier am Ganglion des Trigeminus ein kurzer gemeinsamer Stamm zu Stande, welcher schon bei Larven vorhanden ist (STRONG).

Bei den *Sauropsiden* erhält sich der Trigeminus selbständig, und soll, wie bei den *Säugethieren*, eine Sonderung seiner Ursprungsportionen in eine größere sensible und eine kleinere motorische besitzen. Das Ganglion kommt nur einem kleinen Theile der Reptilien für den gesammten Trigeminus zu, denn für einen größeren besteht am *Ramus ophthalmicus* eine besondere Ganglienbildung und erinnert ebenso wie der noch innerhalb der Schädelhöhle erfolgende Abgang der Nerven an niedere Zustände, wie ja schon bei Fischen am Ophthalmicus prof. Ganglienbildung beobachtet ist (Fig. 503 *gp*). In seinem Gebiet kommt er mit früheren Zuständen überein, und für die *Säugethiere* habe ich speciell den Hauptast des R. ophthalmicus, den *Naso-ciliaris* als genau dem Ophthal. profundus der Selachier entsprechend nachgewiesen. Der *R. maxillaris superior* behält seinen Verlauf am Boden der Orbita und theilt sich in zahlreiche Äste, von denen die meisten einem *Infraorbitalis* zukommen, welcher besonders bei Säugethieren als die Fortsetzung des Maxillaris superior erscheint. Während noch bei den Amphibien die Muskelzweige an differenten Stellen abgegeben werden, ist bei *Sauropsiden* eine Portion unterscheidbar, welche die motorischen Theile zu umfassen scheint und bei *Säugethieren* die an den Ram. tertius angeschlossene Portio minor bildet. Durch die Aufnahme dieser gelangt der Ramus maxillaris inferior

zur Abgabe von Kaumuskelnerven und einigen anderen. In seinem Verlaufe treten gleichfalls manche Änderungen auf. Die wichtigste ist an die Entstehung des knöchernen Unterkiefers geknüpft. Bei Selachiern verläuft seine Endstrecke an der Außenfläche des knorpeligen Unterkiefers (Fig. 498). Mit der Entstehung des Dentale wird der Stamm dieses Astes in den knöchernen Unterkiefer mit eingeschlossen, und wird bei Knochenganoiden und Teleostei zum N. mandibularis (Alveolaris inferior), welcher die Zähne des Unterkiefers versorgt. Andere Zweige halten sich in mehr oberflächlicher Bahn. An verschiedenen Stellen zur

Fig. 501.



Kopfnerven von *Salamandra maculata* aus vorgerücktem Larvenstadium. *O* Auge. *N* Nase. *GVa* Nebenganglion des Trigeminus. *GVb* Hauptganglion desselben. *GVII VIII* Ganglien des Acustico-facialis. *GX* Vagusganglion. *os* Ophtalmicus superficialis. *buc* Buccalis. *i* Facialis zum Nebenganglion. *op* Ophthalmicus profundus. *mx* Maxillaris. *mxs* Maxillaris superior. *mxi* Maxillaris inferior. *pal* Palatinum. *al* Alveolaris. *hm*, *hm* Hyoideo-mandibularis. *II* Opticus. *III* Oculomotorius. *VI* Abducens. *IX* Glossopharyngeus. *X* Vagus. *XII* Hypoglossus. *R* Retrocurrens facialis. (Zeichnung nach v. PLESSEN und RABINOVICZ.)

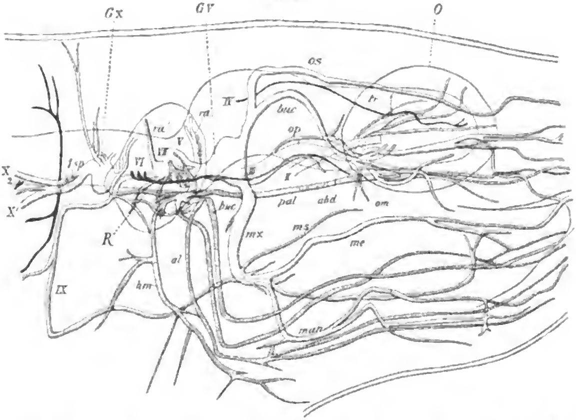
Schleimhaut der Mundhöhle gelangende Zweige werden erst bei *Säugethieren* durch einen bedeutenderen Nervenstamm, den *N. lingualis*, ersetzt. Bei denselben ist der Stamm des Alveolaris inferior, die Mandibel verlassend, meist ein noch bedeutender Nerv, der als Mentalis an der Unterlippe verzweigt ist.

Ob andere vom Trigeminus abgegebene Zweige vielleicht dem Facialis entstammen und bei den Verbindungen beider Nerven dem Trigeminus verbleiben, kann noch nicht mit Sicherheit angegeben werden. Am ehesten ist wohl ein *Ramus palatinus* bei Säugethieren in jenem Falle, *Nervi sphenopalatini*, vom Ramus maxillaris superior, sowie der N. buccalis.

N. acustico-facialis. (VII.)

Bedeutend größere Complicationen ergeben sich für den Facialis, wie sich bereits in der Vielzahl seiner Wurzeln zeigt (Fig. 499) und auch durch den ihm immer angeschlossenen *Acusticus* hervorgeht. Indem wir von den gleichfalls mehrfachen und different sich verhaltenden Wurzeln des letztgenannten Nerven absehen, verweisen wir zugleich auf das Gehörorgan und wollen nur einen Punkt davon ins Auge fassen, bevor wir uns zum Facialis selbst wenden. Dass der Acusticus aus dem Facialis entstand ist wohl eine heute nicht mehr bestrittene Sache. Wir haben

Fig. 502.



Kopfnerven von **Amblystoma punctatum.** *O* Auge. *GV* Ganglion trigemini. *GX* Ganglion des Vagus. *os* Ophthalmicus superficialis. *mx* Maxillaris superior. *ms* Maxillaris inferior. *me* Mentalis. *man* Mandibularis. *II* Opticus. *III* Oculomotorius (*om*). *IV* Trochlearis (*tr*). *V* Trigeminus. *VI* Abducens (*abd*). *VII* Facialis. *IX* Glossopharyngeus. *X*, *X'* Vagus. *1sp* erster, *2* zweiter Spinalnerv. *pal* Palatinus. *buc* Buccalis. *al* Alveolaris. *hm* Hyomandibularis. *ra*, *ra'* Ramuli acustici. *op* Ophthalmicus profundus. *R* Retrocurrens facialis. (Zeichnung nach C. J. Herrick.)

aber keine Erfahrungen über die Art, wie die Sonderung zu Stande kam, wenn wir nicht den Blick auf die Entstehung des Gehörorgans werfen, wobei wir erkennen, dass Nerven mit dem Integumente im Zusammenhang terminale Umgestaltungen erfuhren. Es sind *sensorische* Elemente, welche hier betheiligt sind, und in der Zusammensetzung des Gehörorgans, resp. der ersten Zustände, in welchen es erscheint, sind nicht principiell von jenen verschieden, welche wir in der Structur der indifferenteren Hautsinnesorgane antreffen. Am bedeutendsten drängen sich die Größenunterschiede hervor. Wenn nun auf diese ein geringes Gewicht fällt, *so wird man beiderlei Zustände in genetischer Verwandtschaft betrachten können*, wobei

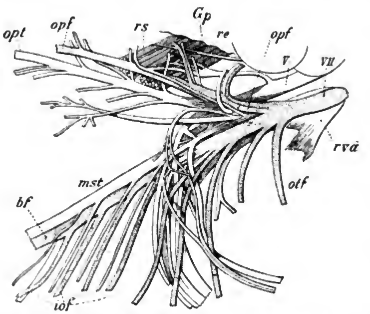
der indifferentere Befund den Producten der sensorischen oder Seitennerven, der höhere, differenzirtere dem Labyrinth zufällt, beide vom Facialis ausgegangen (vergl. S. 856). Darin liegt eine wichtige Eigenthümlichkeit dieser Nerven. In der Ausdehnung seines Gebietes am vorderen Kopf wetteifert er mit dem Trigeminus.

Seine Äste sind:

1. *R. hyoideo-mandibularis,*
2. *R. buccalis,*
3. *R. ophthalmicus superficialis (facialis),*
4. *R. palatinus.*

In dem erstgenannten tritt uns der dem Hyoidbogen zugehörige Hauptstamm entgegen, welcher aus der Hyoidregion zum Unterkiefer gelangt. Er umfasst die motorischen Theile. Ein Ramus hyoideus (Fig. 500 *rhy*) verläuft mehr medial und hinter jenem. Auch manche andere Abzweigungen bestehen. Sensorisch sind die beiden sub 2 und 3 aufgeführten Nerven, welche mit einem gemeinsamen Stamm einen *N. lateralis facialis* vorstellen und bei Fischen den gleichnamigen Sinnesorgangruppen angehören. Die *Crossopterygier* (Fig. 490) bieten einen primitiven Befund (Pollard), während sich bei *Dipnoern* neue Zustände anbahnen. Der aus den betreffenden Wurzeln sich fortsetzende Nerv läuft am Facialis- wie am Trigeminusganglion vorbei, um dann ein eigenes Ganglion zu bilden, aus welchem Nerven als den Buccalis repräsentirende Zweige, sowie ein Ophthalmicus superficialis facialis hervorgehen. Bei Amia und Teleostei besteht ein enger Zusammenschluss mit den gleichnamigen Trigeminusästen. Deren Verhalten ist in Fig. 503 von *Amia* dargestellt und zeigt die Nervenausbreitung zum Theil in einer Durchflechtung. Auch der *N. palatinus* kann mit einer selbständigen Wurzel versehen sein, die ein eigenes Ganglion bildet. Er löst sich früher oder später in verschiedene Zweige auf, welche nicht bloß am Dach, sondern auch am Boden der Mundhöhle Verzweigung nehmen.

Fig. 503.

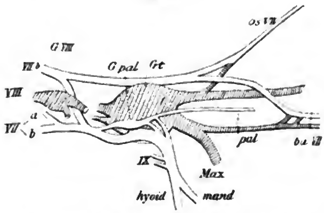


Verbindung des *Facialis* mit dem *Trigeminus V* von Amia calva. Der Facialis (*VII*) ist punktirt. *opt* Ramus ophthalmicus superficialis (trig.). *mst* Ram. maxill. sup. (trig.). *opf* Ram. ophthalm. (facialis). *bf* Ramus buccalis. *Gp* Ganglion des Ramus ophthalmicus profundus. *rva* Ramus vestibularis acustici. *re* Rectus externus. *rs* Rectus superior. *otf* Ramus oticus (fac.). *iof* Rami infraorbitalis (facialis). (Nach E. Ph. Allis.)

Der Anschluss des Facialis an den Trigeminus erhält sich auch bei den

Amphibien und hat hinsichtlich der sensorischen oder Seitennerven bereits beim Trigeminus Erwähnung gefunden. In dem in Fig. 504 abgebildeten Facialisschema sehen wir den Facialis oben und unten in Wurzeln getheilt, die den Acusticus zwischen sich nehmen. Die obere Wurzel setzt sich nach Abgabe eines Verbindungsstranges mit den unteren in den sensorischen Nerven fort, welcher zum Ophthalmicus superficialis und zum Buccalis sich vertheilt. Die unteren Wurzeln setzen mit dem erwähnten Theil der oberen den Stamm des Facialis zusammen, von dessen Anfang auch ein mit einem Ganglion versehener R. palatinus entspringt. Endlich ist noch ein N. retrocurrens (Figg. 501, 502 *R*) von Wichtigkeit, welcher sich von dem sensorische Elemente führenden Theile des Facialis um das Labyrinth herum zum Glossopharyngeus erstreckt.

Fig. 504.



Facialis-Schema. *VII b* und *VII a b* Facialiswurzeln. *G VIII* Acusticus-ganglion. *Gt* Trigeminusganglion. *Gpal* Ganglion palatinum. *IX* Glossopharyngeuszweige. *os VII* Ophthalmicus superficialis. *bu VII* Buccalis. *Max* Maxillaris. *pal* Palatinus. *mand* Mandibularis. *hyoid* Hyoideus. (Nach STRONG.)

Während die hauptsächlichen Verhältnisse des Facialis bei Fischen und branchiaten Amphibien im Einklang stehen, ändert sich für die Caducibranchiaten das sonst mit sensorischen Nerven versorgte Gebiet und sensible Trigeminuszweige gelangen zu größerer Bedeutung. Für den Facialis beginnt damit ein Rückschritt. Er ist, mit dem Trigeminus verglichen, bei *Sauropsiden* zu einem schwachen Nerv geworden, welcher theilweise noch mit dem Trigeminusganglion verbunden sein kann (einige Ophidier). Mit dem Wegfall der Seitennerven ist auch die Zahl der Wurzeln reducirt. In seinem Muskelgebiet erhält er dagegen eine bedeutende Entfaltung, indem seine primitive Muskulatur von nun an an Ausbreitung fortschreitend gewinnt.

Bei den *Sauropsiden* sendet der Facialis von seinem Ganglion aus einen *Ramus palatinus,* welcher zu gesondertem Austritt kommt und Verbindungen mit dem Maxillaris superior eingehen kann. Ein *Ramus mandibularis* besitzt gleichfalls selbständigen Austritt und schließt sich dem Maxillaris inferior trigemini an. Vom Stamm lösen sich Zweige zur Muskulatur ab, vor Allem zu dem Craniomandibularis und zu Muskeln des Hyoid, und schließlich zum Hautmuskel des Halses (Sphincter colli) und zum Mylohyoideus. Da auch ein Facialiszweig in die Orbita gelangt, um sich hier Trigeminusästen anzuschließen (Lacertilier), so dürfte hierin noch ein Rest des R. ophthalmicus superficialis und R. buccalis, die wir bei Fischen und Amphibien trafen, zu ersehen sein. Das Gebiet des Facialis erscheint somit in seinem sensiblen Theil den Ichthyopsiden gegenüber in Reduction, wobei der Änderung des Aufenthalts wohl die bedeutendste Rolle zukam. Dagegen hat das motorische Gebiet eine Erweiterung erfahren durch die Entfaltung des

Sphincter colli, den wir bei Vögeln mit der Ausbildung einer Halsregion in bedeutender Ausdehnung trafen.

Bei *Säugethieren* erlangt er eine sehr beträchtliche Entfaltung, so dass sein motorischer Theil der überwiegende ist. Er sendet zur mimischen Gesichtsmuskulatur, nachdem eine solche aus dem ursprünglichen zum Hyoid gehörigen Bestande sich entwickelt hat, ansehnliche Äste. Siehe die Ausbreitung der Nerven im Gesichte, in Fig. 407 angedeutet.

Schließen sich die Säugethiere im Verhalten des Facialis mehr den Sauropsiden an, in so fern das motorische Gebiet zum herrschenden wird, so blieben doch manche Besonderheiten. Am Facialisstamm bleibt das Ganglion in beschränkterem Umfang als G. geniculi erhalten, von welchem wieder ein als *Ramus palatinus* bezeichneter, aber schwerlich einem solchen bei Amphibien entsprechend, entsendet wird. Er erscheint hier als der durch den Vidi'schen Canal verlaufende *Nervus petrosus superficialis major*, welcher dem mit einem Ganglion sphenopalatinum versehenen Ramus palatinus des Trigeminus sich anschließt und auf einige Gaumenmuskeln beschränkt ist. Ein zweiter Ast repräsentirt einen *Ramus palatinus*, welcher zum Boden der Mundhöhle zieht, dem Ramus lingualis trigemini angeschlossen. Sein Verlauf durch die Paukenhöhle ließ ihn als *Chorda tympani* bezeichnen. Dieses Verhalten ist aber nicht an die Sonderung des N. lingualis geknüpft, denn schon bei den Vögeln geht ein Facialiszweig in eine Anastomose mit dem Maxillaris inferior des Trigeminus. Die Beziehung des Facialisstammes zum Zungenbeinbogen bleibt noch in der Innervation des M. stylohyoideus erhalten, wie sich in jener des Cranio-mandibularis ebenfalls noch ein alter Befund zeigt (Depressor maxillae inferiores).

Der bei *Säugethieren* zum Musculus stapedius sich begebende feine gleichnamige Nerv geht bei niederen Abtheilungen zu einem dem Hyomandibulare angehörigen Muskel.

Die Vergleichung der Chorda tympani mit einem R. palatinus, wie sie zuerst von Strong ausgesprochen ward, erscheint mir richtiger, als jene mit einem R. mandibularis, in Berücksichtigung der Nervenqualität. Jedenfalls ist dann aber der motorische N. petros. sup. major nicht in einem Palatinus der Amphibien zu suchen, sondern entspricht wohl einem der dort nicht besonders unterschiedenen Nervenzweige.

B. Vagusgruppe.

§ 220.

Der hinter dem Hörorgan das Cranium verlassende Complex von Hirnnerven erscheint in seinen Hauptbestandtheilen in viel gleichartigeren Verhältnissen (vergl. Fig. 498). Während in der der Trigeminusgruppe zugetheilten vorderen Kopfregion der Cranioten zahlreiche phyletische Umgestaltungen sich bemerklich machen, so sehen wir an den folgenden Bogen minder bedeutende Veränderungen. Sie erhalten sich in ihrer ursprünglichen Function als Kiemenbogen bei Fischen, zum Theil auch bei Amphibien, und was bei den letzteren, und von da an in den höheren Abtheilungen sich ereignet, lässt sich an der Hand der Ontogenese und

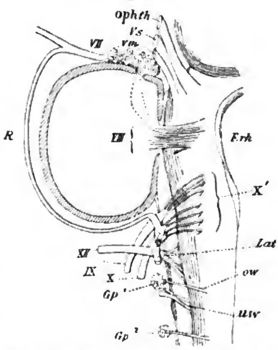
der Vergleichung von jenen Zuständen herleiten, die uns in den niederen Formen als dauernd überliefert sind. Der phylogenetische Weg liegt hier offen zu Tage, indess er im Gebiet der Trigeminusgruppe dunkel ist und daher für vielerlei minder gesicherte Deutungen reichen und stark benutzten Spielraum bot.

Die Beschränkung der dorsalen Region des Gebietes dieser Vagusgruppe, zum Theil durch Überlagerung von Seite der Rumpfmuskulatur bedingt, hindert eine dorsale Entfaltung von Nervenästen, so dass die Hauptstämme den Kiemenbogen entlang ziehen. *N. glossopharyngeus* und *N. vagus* bilden die ursprünglichsten Bestandtheile dieser Gruppe.

1. N. glossopharyngeus. (IX.)

Dieser ist der Nerv des ersten Kiemenbogens (Fig. 498). Er folgt auf den Facialis, aber keineswegs unmittelbar, wie er auch schon auf der ersten Strecke seines Weges (durch die Cranialwand) von der Trigeminusgruppe durch das Labyrinth getrennt wird. Bei Petromyzon sind vier Wurzeln ziemlich gleichartig vor jenen des Vagus zu finden (Fig. 505). Dann verbinden sich die Wurzeln zu einem Stamme (*IX*). Bei Selachiern ist er vom Vagus am Austritt aus dem Gehirn getrennt, aber der mächtige Ramus lateralis vagi verlässt hier, mehr noch bei Dipnoern das Gehirn in gleicher Höhe mit dem Glossopharyngeus und etwas dorsal von demselben, so dass wir es hier keineswegs mit einem reihenweisen Austritt zu thun haben. Vielmehr wiederholt sich für die niederen Abtheilungen ein schon am Facialis angetroffener Befund, indem die ihm zugetheilten sensorischen oder Seitennerven *dorsale* Abgangsstellen besitzen. Der N. lateralis (Fig. 499) giebt sich damit als nicht bloß dem Vagus, sondern auch dem Glossopharyngeus zugehörig zu erkennen, wie er denn bei Protopterus einen, wenn auch schwachen Ast jenem Nerven entsendet, bevor derselbe zur Ganglienbildung gelangt. Aber ohne Verbindung mit diesem Ganglion zieht das Fädchen vorüber und bildet bald ein eigenes kleines Ganglion, von dem ein Nerv in den Communicationsstrang des Vagus mit dem Facialis eingesenkt wird. Dieses bei Protopterus gegebene Verhalten (Pincus) darf wohl als niederster Zustand gelten, wenn

Fig. 505.



Hintere Hirnnerven von Petromyzon. Mit der *Medulla oblongata*. *F.rh* Rautengrube. *ophth* Ramus ophthalmicus. *Vs* sensible, *vm* motorische Wurzel des Trigeminus. *VII* Facialis. *VIII* Acusticus. *R* Verbindung des Facialis mit dem X Vagus. *X'* Glossopharyngeus- und Vagus-Austritt. *XII* Hypoglossus. *IX* Glossopharyngeus. *Lat* R. lateralis. *Gp*¹, *Gp*² erstes und zweites Spinalganglion. *ow* obere Wurzel. *uw* untere Wurzel. (Schema nach Ahlborn.)

auch für jetzt noch diese Verhältnisse bei anderen Fischen noch wenig sicher ermittelt sind.

Aus dem Ganglion nimmt der Nervenstamm bei Selachiern seinen Weg aus der Schädelöffnung, giebt alsbald einen Zweig dorsalwärts zur Haut und verläuft zur 1. Kiemenspalte, wo er nach vorheriger Abgabe eines *Ramus palatinus* bald in einen Ramus praetrematicus und posttrematicus sich theilt. Der *R. posttrematicus* ist meist der stärkere und lagert sich dem 1. Kiemenbogen auf, auch dessen Muskeln versorgend, während der sensible *R. praetrematicus* gegen den Hyoidbogen verlaufend die vordere Wand der Kiementasche innervirt. Im Wesentlichen besteht dieses Verhalten auch in anderen Abtheilungen der Fische, namentlich behält der Nerv seinen selbständigen Austritt, aber bei manchen Teleostei zeigt er innigere Verbindung mit dem Vagus.

Die *Amphibien* besitzen den Glossopharyngeus mit dem Vagus in Verschmelzung, indem seine Wurzel sich ins Vagusganglion begiebt. Das ist schon bei Larven beobachtet (Fig. 501). Nur selten besteht wenigstens ein selbständiger Austritt aus dem Cranium (Siren). Meist erfolgt die Concrescenz schon in der Schädelhöhle. Der erste *Kiemennerv*, welcher bei Perennibranchiaten am ersten Kiemenbüschel sich verzweigt, verknüpft das Verhalten des Glossopharyngeus mit jenem der Fische. Ein *Ramus palatinus* geht bald vom Stamme ab, während ein sogenannter *R. lingualis*, aus dessen auch zu Muskeln gelangender Fortsetzung gebildet, von unten her zum Boden der Mundhöhle tritt.

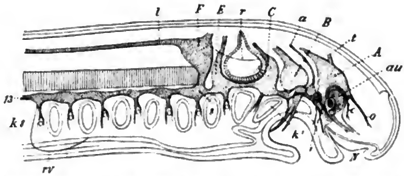
Selbständiger Austritt aus der Schädelhöhle zeichnet die *Sauropsiden* aus. Nur bei einigen Crocodilen wird die Vereinigung mit dem Vagus angegeben. Die Bahn seines Stammes schließt sich noch bei Reptilien dem in den Zungenbeinapparat übergegangenen ersten Kiemenbogen an, wie aus Fig. 508 ersichtlich ist. Auch bei den *Säugethieren* bleibt er auf dem mit dem Vagus gemeinsamen Schädeldurchtritte noch selbständig, auch so weit er dabei nicht unmittelbar dem Vagus anliegt, sondern durch ein Septum von ihm getrennt wird. Von da ab nimmt er seine Vertheilung an der Grenze der Mundhöhle.

2. Vagus. (X.)

Dieser mächtigste Nerv der gesammten Gruppe folgt unmittelbar auf den Glossopharyngeus und besitzt in dem hinter dem letzteren befindlichen Abschnitte des Kopfdarmes allgemein ein einheitliches Gebiet, von welchem auch ein Überschreiten in mannigfacher Weise ausgeht. Aber auch darin zeigt sich nur ein im Wesentlichen gleiches Verhalten, und wo Verschiedenheiten auftreten, sind sie aus Veränderungen im ursprünglichen Gebiete ableitbar. Für die Darstellung des Vagus wollen wir zuerst dessen niederste Zustände, wie sie bei *Cyclostomen* und unter den Gnathostomen bei *Selachiern* sich erhalten haben, ins Auge fassen. Für die Cyclostomen sind sie am genauesten bei Petromyzon und dessen Larvenform (Ammocoetes) bekannt. In dem ersten Auftreten am Hinterhirn bestehen zwischen Selachiern und Ammocoetes Differenzen. Ammocoetes zeigt die Sonderung des Vagus in geringerer Ausdehnung als die Selachier, und bei dem ersteren kommt

nur eine zu Einem Ganglion (Hauptganglion) führende Wurzel zum Vorschein (Fig. 506), indess bei Selachiern eine viel größere Anzahl besteht. Eine Vermehrung der Wurzeln scheint aber auch bei Ammocoetes stattzufinden, auf 2 (JULIN), 3 (nach v. KUPFFER) und bei Petromyzon auf 4 (AHLBORN). Dabei tritt eine enge Verbindung mit dem Glossopharyngeus auf (Figg. 505, 506).

Fig. 506.



Ganglien und Kiemennerven eines 4 mm langen Ammocoetes, auf die Medianebene projicirt. *au* Auge. *N* Riechorgan. k^1—k^8 erste bis achte Kiementasche *1* erstes Epibranchialganglion. Die Chorda dorsalis ist nicht bezeichnet. *A* Ganglion des ersten, *B* des zweiten Trigeminus. *C* Ganglion des Facialis. *E* Ganglion des Glossopharyngeus. *F* Ganglion des Vagus (des N. lateralis). *8—13* Kiemenganglien. *r* Retrocurrens facialis, darunter das Labyrinthbläschen. *a* Abducens. *rv* Retrocurrens vagi. *t* Trochlearis. *c* N. ciliaris. *o* N. ophthalmicus. *l* Ramus lateralis. (Nach v. KUPFFER.)

Aus dem sogenannten Hauptganglion setzt sich bei Ammocoetes wie bei Petromyzon der Stamm als *Truncus* (*Ramus*) *branchio-intestinalis* zuerst nach abwärts und dann nach hinten fort, während ein zweiter Stamm gleichfalls, aber höher, den *Ramus lateralis* (*l*) vorstellt. Der R. branchio-intestinalis lässt von Ganglien (Epibranchialganglien, v. KUPFFER) die Rami branchiales abgehen (vergl. Fig. 506), deren jeder in einen schwächeren R. praetrematicus und einen stärkeren R. posttrematicus getheilt ist. Der erstere ist sensibel. Hinter den Kiemen setzt sich der R. branchio-intestinalis als R. intestinalis zum Darme fort. Die *Selachier* zeigen die Sonderung des Vagus aus der langgestreckten Anlage (die wie bei den anderen Nerven aus der Nervenleiste kam), indem die Branchialäste zwischen die Kiementaschen sprossen, wobei wieder eine Theilung in einen R. praetrematicus und einen R. posttrematicus stattfindet. Dabei bleibt an den gesonderten Kiemenästen zwar gleichfalls anfänglich eine Längsverbindung bestehen, aber es kommt zur Sonderung einzelner Wurzeln in größerer Anzahl, von welchen sich die vorderen in den R. lateralis begeben, indess die folgenden den R. branchio-intestinalis darstellen (Fig. 499). So bestehen der Zahl der hinter dem Glossopharyngeus folgenden Kiemen entsprechende Äste. Die Differenz gegen die Cyclostomen liegt also hier weniger im peripherischen als im Verhalten zum Centralorgan. Bei Selachiern sind die Kiemennerven viel selbständiger, können auf einzelne Wurzeln zurückverfolgt werden, indess bei Cyclostomen anfänglich eine einzige Wurzel den Zusammenhang mit dem Nachhirn vermittelt, und erst später wird sie durch mehrere ersetzt. Allgemein besteht zwischen Facialis und Vagus resp. Glossopharyngeus eine Commissur, welche das Labyrinth umzieht (Fig. 505 *R*) und den Lateralnerven angehört (*N. retrocurrens facialis*).

Da das Verhalten der Kiemenäste des Vagus an den Kiemen genau dasselbe ist wie jenes des Glossopharyngeus, musste die Frage entstehen, ob der Nerv in eben dem Sinne wie der Glossopharyngeus oder Facialis als einheitlicher, metamerer Nerv aufzufassen sei, oder nicht vielmehr als *polymerer*, dessen Kiemenäste ebenso vielen Metameren entsprächen, als Kiemen vorhanden sind. *Es ergäbe sich dann für den Vagus ein aus einem polymeren entstandener, zusammengezogener Zustand*, welcher erklärlich wird, wenn wir erwägen, dass bei allen Cranioten im Bereiche des primitiven Hinterhirns eine *Verkürzung sich vollzieht, die bei den Gnathostomen* auch an der Occipitalregion des Craniums sich ausspricht, und dass die besonders bei Cyclostomen und Selachiern entfaltete Ausbildung der Kiementaschen die ihnen zugehenden Nerven auf der Anfangsstrecke einander nähern muss, selbst wenn sie noch als selbständig und von einander getrennt das Centralorgan verließen.

Da der Trigeminus mit dem Facialis und dieser wieder mit dem Glossopharyngeus in Verbindung steht, wie auch der Vagus mit letzterem, so kann in der Ausbildung der Verbindung einzelner, dem Glossopharyngeus ähnlicher metamerer Nerven zum Hauptstamme des Vagus, dem R. branchio-intestinalis, der Weg gesehen werden, auf welchem mit der Verschiebung der Kiemen nach hinten zu nothwendig jene Verschmelzung entstehen musste.

Gegen diese polymere Natur des Vagus spricht die Ontogenese. Sie zeigt den Stamm als einen einheitlichen, aber dies ist die Anpassung an die erwähnte Zusammenziehung, die eine Entfaltung einzelner Wurzeln verbietet. Auch das sogenannte Hauptganglion v. Kupffer's spricht nicht gegen die Polymerie, denn es ist gar kein Hauptganglion, sondern gehört, so weit die zusammengezogene Wurzel nicht in ihm sich befindet, nur dem Nervus lateralis an, der auch später noch bei Selachiern mit einem gangliösen Theile beginnt. Die eigentlichen Vagusganglien dagegen sind die Epibranchialganglien, wie man sieht (Fig. 506), den Ganglien des Glossopharyngeus und Facialis gleichwerthig, nach Abzug der bei den letzteren mit verschmolzenen Bestandtheile von Lateralnervenganglien.

Für eine ursprüngliche, bei den nächsten Vorfahren der Cranioten bestandene Polymerie des Vagus muss auch das centrale Verhalten desselben Verwerthung finden. Bei *Selachiern*, und auch noch in höheren Abtheilungen, bietet das primitive Hinterhirn eine Reihe distal abnehmender Vorsprünge (Lobi nervi vagi, S. 738), für deren Entstehung nur die Selbständigkeit der einzelnen Vaguswurzeln als ein ursächliches Moment gelten kann.

Der Befund von Ammocoetes ist, anstatt eine Stütze für die ursprüngliche Einheitlichkeit des Vagus abzugeben, im Dienste der polymeren Deutung zu erachten, sobald man das Seitennervenganglion nicht als das Hauptganglion betrachtet und sich klar gemacht hat, dass es, als einem Vagus*aste* angehörig, doch unmöglich in ein metameres Gebilde übergehen kann. Es bleiben dann die Branchialganglien in der oben bemerkten Beziehung zu Glossopharyngeus- und Facialisganglien. Nun kann aber aus dem Verhalten der *Nervi laterales* in jener Beziehung ein gewichtigeres Argument entnommen werden, wenn man sie zum Charakter eines branchialen Kopfnerven gehörig betrachtet. Wie der Facialis, der Glossopharyngeus und auch der den ersten Branchialast entsendende Theil des Vagus durch lateralen Nervenbesitz ausgezeichnet sind, so müssten auch die übrigen Vagustheile solche Nerven

besitzen, wenn sie den vorhergehenden gleich entstanden wären. Der Mangel von Seitennerven verweist auf etwas Besonderes, und so könnte die Genese des Gebietes der hinteren Vagusäste sammt den Nerven vom zweiten an in ähnlicher Art durch Sprossung von den vorhergehenden Kiemen entstanden gedacht werden, wie etwas Ähnliches bei Amphioxus besteht. Dann wären die branchialen Kopfnerven auf wenige Paare (5) beschränkt anzunehmen. Bis jetzt hat die Ontogenese bei Cranioten nichts Derartiges zu erweisen vermocht, auch trifft der Vorgang bei Amphioxus keineswegs auf homologe Kiemen. In dem Seitennerven kann wohl etwas Eigenthümliches gesehen werden, aber nichts, was nothwendig den Nerven zukäme, wie ja auch Amphioxus ihrer entbehrt, wie auch die Spinalnerven der Cranioten. Wir können desshalb aus deren Mangel am größten Theile des Vagus keinen Grund gegen dessen Polymerie entnehmen. Es sind Einrichtungen, die nicht jedem Kopfnerven zuzukommen brauchen.

Die Polymerie erhält sich auch am Austritte der Wurzelbündel, so weit sie einem Ast entsprechen. Es besteht da nichts weniger als ein indifferenter Zustand. Der Mangel einer vollständigen Scheidung beruht wesentlich im Fehlen der die einzelnen metameren Bestandtheile trennenden Skeletstücke, indem der gesammte Complex durch eine einzige Öffnung seinen Austritt aus der Schädelhöhle nimmt. Die Vergleichung mit Cyclostomen lässt eine successive Entfaltung des Craniums annehmen, indem ein oberer Abschluss für den die Vagusgruppe durchlassenden hinteren Abschnitt des Craniums hier noch nicht besteht und die knorpelige Ohrkapsel die Cranialwand seitlich abschließt (vergl. Fig. 188). Die Annahme eines ähnlichen Befundes aber mit Beschränkung auf den Vagus wird eine bedeutendere Zusammenziehung anfänglich getrennter Nerven verständlich machen, und das discrete *Erscheinen der Ganglien für diese einzelnen Nerven* kann nur jene Auffassung bestärken, nachdem die ihnen zuerkannte untergeordnete Bedeutung durch die Erklärung des sogenannten Hauptganglions als dem *gesammten* Vagus zukommend nicht angenommen werden konnte.

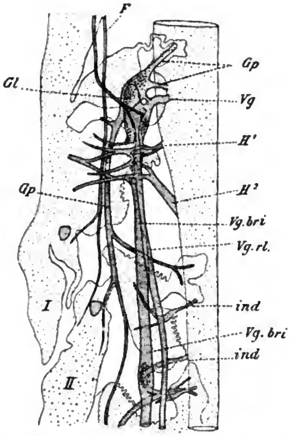
Die sogenannten »Hauptganglien« auch der übrigen Nerven sind nach v. KUPFFER gleichfalls mit Epibranchialganglien versehen. Aber die letzteren erscheinen nicht discret, sondern mit dem »Hauptganglion« einheitlich, so dass wir hier einer Annahme bedürfen, um übereinstimmende Verhältnisse zu sehen. Das durch die Vergleichung mit den hinteren Ganglien hervortretende bedeutende Volum kann nur theilweise auf Rechnung lateraler Nerven gesetzt werden, denn solche kommen doch dem Trigeminus nicht zu, und wenn v. KUPFFER von Ammocoetes noch eine Kette vorderer Epibranchialganglien darstellt (Fig. 506), so dass in Summa deren 13 bestehen, so glaube ich doch, diese vordere, über dem Munde, nicht über Kiemen, aber unterhalb der Trigeminusganglien befindliche »Kette« nicht mit Kiemenganglien zusammenstellen zu dürfen. Wenn auch eines davon die Anlage des N. abducens abgiebt, so ist doch im Ganzen diese Kette ohne Aufklärung, wie die gesammte benachbarte Kopfregion, so lange die Zustände noch nicht aufgedeckt sind, in welchen diese Befunde fungiren und von denen sie abstammen.

§ 221.

Über die *Verbreitung des Vagus* bei *Cyclostomen* und *Selachiern* ist oben bereits der Übereinstimmung im Allgemeinen gedacht. Der *Truncus branchio-intestinalis* giebt auch an die Hypobranchialrinne resp. zur Gl. thyreoides bei Cyclostomen Endzweige seiner Kiemenäste. Ein Ramus internus erscheint bei Selachiern als Ramus pharyngeus, deren hinter den Kiemen noch mehrfache vom Stamme entspringen. Für die Rami branchiales der Selachier besteht bald im

Stamme ein gemeinsames Ganglion (Haie), bald sind für jeden Ast besondere Ganglien vorhanden (Raja, EWART), welche bei Petromyzon auf die Länge des Vagusstammes vertheilt sind und den Abgangsstellen der Rami branchiales entsprechen (Fig. 507). Der aus dem Ende des Truncus branchio-intestinalis hervorgehende Eingeweidenerv giebt bei Petromyzon nur wenig kurze Äste ab, setzt sich aber bei Myxine auf den ganzen übrigen Darm fort, an dessen dorsaler Mittellinie mit dem anderseitigen verschmelzend. Da das nähere Verhalten hier noch unbekannt ist, entzieht sich dieser auffallende Befund vorläufig der Beurtheilung. Die Selachier zeigen den R. intestinalis an den in der Regel langgestreckten Vorderdarm sich vertheilend, nach dessen Abschnitten jene Zweige unterschieden sind.

Fig. 507.



Ein Stück von der Kiemenregion von Ammocoetes mit Strecken des Abgangs des N. glossopharyngeus und Vagus (*Gp* und *Vg*). Medial ein Stück von der Medulla oblongata. *I*, *II* Kiemenbogen. *F* Facialis. *H*[1], *H*[2] occipito-spinale Nerven (Hypoglossus). *Vg.bri* Ramus branchio-intestinalis vagi. *Vg.rl* Ramus lateralis n. vagi. *ind* erster dorsaler Spinalnerv. Unterhalb desselben mit der gleichen Bezeichnung der erste ventrale Spinalnerv. *Gl* Ganglion. (Nach CH. JULIN.)

Ein Nerv besonderer Art ist der *Ramus lateralis*, jenem gleich, welchen wir oben (S. 810) vom Facialis entspringen sahen. Er entspringt mit einem Ganglion am Vagusganglion und verläuft bei Cyclostomen (Petromyzon) zur Seite der Wirbelsäule (Fig. 507) bis zum Schwanzende. Seine Zusammensetzung ist oben erwähnt. Er schickt bei Petromyzon viele feine Zweige zur Haut (LANGERHANS), und bei Selachiern verzweigt er sich, unter ähnlichem tiefen Verlaufe seines Stammes, an die Sinnesorgane der Seitenlinie. Wenn er bei Ammocoetes von Spinalnerven, und zwar sowohl aus den ventralen wie den dorsalen Wurzeln, Verbindungszweige erhält (JULIN), so würde er *als ein Sammelnerv* erscheinen und damit einen sehr veränderten Zustand voraussetzen, wie alle jene Nerven nicht als primitive Einrichtungen gelten können, sondern dadurch entstanden, dass ein Nervenzweig sich mit einem folgenden verband, welcher seinerseits wieder mit dem nächsten zusammentrat und so weiter, wobei das Endgebiet von jenen Zweigen *nicht mehr direct* erreicht wird, sondern durch Zweige des aus ihnen entstandenen Nervus collector. Für einen solchen ist der selbständige Abgang und directe Verlauf jeder der Nervenverzweigungen zum Endgebiete der ursprüngliche Zustand. Aus ihm entstand der Sammelnerv, welcher hier durch die mächtige Entfaltung des vom Vagus

gelieferten Antheiles ein weites Gebiet der Körperoberfläche einem Gehirnnerven unterthan machte. Da dem Nervus lateralis schon bei Selachiern keine Spinalverbindungen mehr zugetheilt sind, hat der Vagus das Ganze übernommen, der R. lateralis behält aber noch die tiefe Lage bei und vertheilt sich nach der Seitenlinie zu deren Sinnesorganen, die bei Cyclostomen in drei Längsreihen geordnet sind, aber ohne ausgebildete Seitenlinie vorkommen.

Aus der Beziehung des R. lateralis zu Spinalnerven geht für jenen Nerven ein anderer Entstehungsmodus, als für die am Kopfe sich vertheilenden sensorischen Seitennerven aus dem Trigeminus und dem Facialis hervor. Hier sind es nur Vermehrungen der Sinnesorgane, mit denen der Nerv sich ausgedehnt hat, dort wird die Ausdehnung zu einer secundären, in so fern sie unter Vermittelung von Spinalnerven entsteht, welche doch ursprünglich nur jeweils ein Metamer zum Gebiete gehabt haben werden. Die Ontogenese scheint von einem solchen Zustande nichts mehr erhalten zu haben, und der N. lateralis nimmt aus dem Ectoderm seine Entstehung, wie die ihm zukommenden integumentalen Sinnesorgane.

Am Vagus erfolgt schon unter den Selachiern eine *Zusammenziehung seiner Wurzelfäden*, aber diese erreicht erst bei Ganoiden und Teleostei ein höheres Maß. Es ergeben sich zwei Portionen, davon die erste den *Ramus lateralis* bildet, die zweite, meist stärkere, als *Truncus branchio-intestinalis* den Hauptstamm repräsentirt.

Der *Ramus lateralis* bietet schon bei Selachiern manche Verschiedenheiten des Verlaufes und der Vertheilung. Der Hauptstamm bleibt aber nicht der einzige. Bei Dipnoern nimmt dieser einen tiefen Verlauf, während ein schwacher oberflächlich verläuft und außerdem noch ein oberer und ein unterer den Grenzen der Seitenflächen des Körpers im Längsverlaufe zukommen.

An dem Vagusstamme ist bei Teleostei ein auch bei Selachiern vorkommender Schädelhöhlenast beobachtet, der, als *Ramus dorsalis* erscheinend, zuweilen zum Integument gelangt.

Was den *Ramus lateralis* betrifft, so verläuft derselbe bei Teleostei nach Abgabe eines Astes an die Innenfläche des Operculum und in die hintere Schädelregion, oberflächlich unter der Seitenlinie. Seine Ausbildung ist an die Entstehung der lateralen Sinnesorgane geknüpft, mit denen er ontogenetisch seinen Weg caudalwärts einschlägt. Die ausschließliche Zugehörigkeit des Nerven zu jenen Organen zeigt sich bei einer Abweichung der Seitenlinie von der Grenze der dorsalen und ventralen Seitenrumpfmuskeln, indem dann der Nerv bald abwärts, bald aufwärts längere Zweige entsendet.

Beim Fehlen eines R. lateralis trigemini kann der R. lateralis vagi einen feinen Zweig zum Rücken entsenden, welcher unterhalb der Muskulatur der Rückenflosse sich erstreckt und Zweige zum Flossenintegument gelangen lässt (Polypterus, viele Teleostei). Eine Theilung des Stammes in einen R. superficialis und profundus steht manchmal mit jener Abweichung des Verlaufs des Seitencanals im Zusammenhang. Auch eine Reduction kann der Seitennerv erfahren, wie bei den Gymnodonten.

Der *R. branchio-intestinalis* hat sein Gebiet an den Kiemen und in der Fortsetzung am gesammten Vorderdarm. Er zeigt schon bei Selachiern in der Zahl

seiner *Kiemenäste* Differenzen, die in so fern wichtiger Art sind, als sie auf die Fortsetzung zum Darm ein Licht werfen. Die Zahl der Äste entspricht jener der Kiemen, die mit Ausnahme der vom Glossopharyngeus versorgten ersten sämmtlich dem Vagusgebiete angehören. Da nun bei den Notidaniden 1—2 Kiementaschen mehr bestehen, als bei den übrigen Selachiern, diese Kiementaschen aber in gleicher Art Vagusäste erhalten, wie die nächstvorhergehenden Taschen, so müssen bei den anderen, mit dem Verschwinden der Kiemen selbst, die betreffenden Nerven in pharyngeale Äste übergegangen sein. Außer den von den Kiemennerven direct abgegebenen Rami pharyngei kommen also noch selbständige Pharynxäste hinzu. Wir lassen dahingestellt sein, ob auch diese anderen, schon bei Notidaniden vorhandenen Pharynxäste auf ähnliche Art aus R. branchiales hervorgingen, denn es ist ungewiss, ob die uns unter den Gnathostomen bisher bekannte höchste Kiemenzahl bei den Vorfahren derselben überschritten ward. Von den Pharyngealästen haben also nur die vorderen bei den pentatremen Selachiern ein Recht, als ursprüngliche Kiemennerven angesehen zu werden. Die Verzweigung des *Ramus intestinalis* am Vorderdarm begründet die Zugehörigkeit dieses Darmabschnittes zum Kopfdarm, derart, dass derselbe im ersten Zustande, nicht etwa in der Form, wie er sich im Magen gesondert darstellt, zum Pharynx-Oesophagus verlief, sondern auf den noch indifferenten kurzen Vorderdarm übertrat, mit dessen Ausbildung zu jenen Strecken auch jene Vaguszweige sich zu einem Stamme entfalteten. Die Entsendung von Zweigen an das Herz steht nicht minder mit der Entstehung desselben im Bereiche des Kopfes im Zusammenhange. Als *Ramus cardiacus* tritt ein Zweig eines Ramus pharyngeus auf. Die Complication des Darmsystems bei *Dipnoern*, *Ganoiden* und *Teleostei* durch Schwimmblasen- oder auch Lungenbildung lässt auch daran den Vagus theilnehmen. Der Verlauf ist bei den Physostomen meist mit dem Ductus pneumaticus. Zuweilen ist der Nerv unpaar; ein starker Ast ist er bei den Dipnoern.

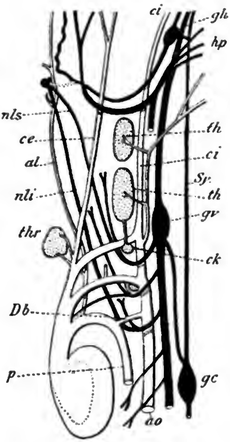
Der Vagus erscheint bei den *Amphibien* mit dem Glossopharyngeus im Ganglion verschmolzen (Fig. 501 *GX*) und in seinem Verhalten zu den Kiemen in dem bei Fischen angetroffenen Befunde, theilt mit diesem auch das Bestehen eines aus dem Vagusganglion kommenden *R. lateralis* bei Perennibranchiaten und den Larven der Caducibranchiaten, und auch in seiner Beziehung zu Sinnesorganen ist der frühere Zustand erhalten geblieben. Aber bei Urodelen besteht die Sonderung des R. lateralis in mehrere Stämmchen, davon eines in die Tiefe zwischen die Muskulatur gerückt ist (N. lateralis profundus) und andere am oberen und unteren Rande hinzukommen. Der bei Selachiern einheitliche Stamm ist bei Amphibien in einer Art gesondert, die mit der auch bei Teleostei vorhandenen nicht übereinkommt, wohl aber jener bei Dipnoern nahe steht. In der speciellen Ausführung der Sonderung ergeben sich manche den einzelnen Amphibienabtheilungen zukommende Differenzen, denen wir hier nicht nachgehen können, uns darauf beschränkend, dass auch den Anuren im erwachsenen Zustande die Reste mehrfacher Rami laterales zukommen, davon der Hauptstamm in Begleitung der großen Hautarterie verläuft, während ein Ramus lateralis inferior theilweise die sogenannten Parotidendrüsen

versorgt, in deren Region, wie zur Haut des Kieferwinkels, auch ein R. auricularis aus dem R. jugularis des Vagus gelangt.

Die *Abzweigungen für Darm, Herz* und *Lungen* verhalten sich schon bei den geringeren Lageveränderungen dieser Organe nicht mehr primitiv. Mit dem Verluste der Kiemen sind deren Nerven durch Rami pharyngei vertreten und auch die Entstehung eines Kehlkopfes hat Veränderungen veranlasst.

Wir finden Ähnliches auch bei *Sauropsiden*, aber durch das Herabsteigen des Herzens und der großen Gefäße sind die Befunde mancher Äste verändert. Dem Vagusstamme kommt außer dem am Schädelaustritte befindlichen Ganglion (G. petrosum) eine zweite, meist vom Kopfe entferntere Ganglienbildung zu, in welcher die bei Fischen vom Hauptganglion entfernten Ganglien der R. branchiales zusammengezogen sich darstellen (Fig. 508 *gv*). Das Ganglion erhält sich auch bei *Säugethieren*, bei denen die durch das Herz bedingten Verlaufsverhältnisse von gleicher Geltung sind. Der Ramus lateralis ist mit dem Verschwinden der reichen Hautsinneswerkzeuge in größter Reduction, die bei Säugethieren wahrscheinlich im *R. auricularis vagi* vorliegt, indess für Sauropsiden die genauere Kenntnis noch aussteht. Dagegen ist unter diesen die Disposition der ursprünglichen Kiemennerven durch ihr Verhalten zu den Arterienbogen noch ersichtlich, sie stellen R. pharyngei dar, von denen einzelne in andere Bahnen sich fortsetzen. Betrachten wir diese Verhältnisse bei Reptilien, so sehen wir den ersten Ramus pharyngeus, welcher dem zweiten Kiemenbogen entspricht, als *N. laryngeus superior* (Fig. 508 *nls*) zum Kehlkopf verlaufen, wo auch eine Verbindung mit dem Glossopharyngeus besteht. Vom folgenden Aste wird außer Pharynxzweigen ein Ramus cardiacus abgegeben, welcher ursprünglich einem untergegangenen Kiemenbogen (dem primitiven fünften) angehört hat (van Bemmelen). Der des letzten Kiemenbogens sendet gleichfalls wieder einen Nerv zum Kehlkopf, *N. laryngeus inferior* oder *N. recurrens* wegen seiner durch das Caudalwärtsrücken der Arterienbogen zum Rücklaufe gezwungenen Bahn (Fig. 508 *nli*). Da er motorischer Natur ist, darf er als eine mit der Umwandlung von Kiemenmuskeln in solche des Kehlkopfes erfolgte Bildung

Fig. 508.



Halsnerven, Arterien und Kiemenderivate von Sphenodon, linkerseits. Schematisch. *Db* Ductus Botalli. *p* A. pulmonalis. *ao* Aorta. *ci* Carotis interna. *ce* Carotis externa. *th* Thymus. *ck* Carotiskörperchen. Ein ähnliches am Aortenbogen. *thr* Thyreoides. *gh* Ganglion des Glossopharyngeus. *hp* Hypoglossus. *gv* Ganglion nodosum vagi. *gc* Ganglion cervicale symp. *Sy* Sympathicus. *al* Art. laryngea inferior. *nli* N. laryngeus inferior. *nls* N. laryngeus superior. (Nach van Bemmelen.)

betrachtet werden. Für die übrigen Äste sind die Anknüpfungen an die niederen Zustände leicht zu erkennen.

Die Ausdehnung des Vagusgebietes weit über das ursprüngliche Gebiet des Kopfdarmes hinaus ist somit veranlasst durch die aus dem Kopfdarm entstandenen Sonderungen neuer Organe, an welche die Verzweigung des R. branchio-intestinalis sich fortgesetzt hat. Schwieriger sind die Befunde zu verstehen, in welchen der Ramus gastricus über den Magen hinaus auch auf den Mitteldarm fortgesetzt ist, oder wo er auf die ganze Länge desselben sich ausdehnt. Dieses oben erwähnte Verhalten bei Myxine (JOH. MÜLLER) bietet die beiderseitigen, bei Petromyzon und Bdellostoma nur kurzen, zur Seite des kurzen Vorderdarmes sich auflösenden Rami intestinales, sich hinter dem Kiemenapparate zu Einem Nerven vereinigend, welcher längs der Mesenterialinsertion am gesammten Darmrohr verläuft und zahlreiche Zweige an dasselbe absendet.

Aus dem Complex des Vagus sondert sich in der aufsteigenden Reihe ein Nerv, welcher dem eigentlichen Vagus sich beiordnet. Es ist der

3. Accessorius. (XI.)

Der indifferente Zustand erscheint bei Fischen. Ein als Dorsalast aufzufassender Vaguszweig innervirt einen zum Schultergürtel ziehenden Muskel, den Trapezius, *welcher bei allen Gnathostomen besteht* und in verschiedener Ausbildung am Rumpfe sich ausdehnt (vergl. S. 640). Der Nerv setzt sich aus den letzten Wurzelfäden des Vagus zusammen, welche bei Selachiern sich mit ihrem Ursprunge weit nach hinten zu erstrecken. Eine Sonderung vom Vagusstamme ist jedoch nicht bekannt. Sie ist auch bei anderen Fischen noch nicht vorhanden, wenn man auch in der letzten, in das Vagusganglion übergehenden Wurzel in manchen Fällen die Andeutung eines Accessorius sehen möchte. Auch bei den *Amphibien* liegt außer jenem Muskelaste des Vagus noch keine Differenzirung des Accessorius vor. Dagegen ist bei den *Sauropsiden*, mit Ausnahme der Ophidier, eine Anzahl von Wurzelfäden bis ins Austrittsgebiet des ersten Spinalnerven vorhanden, welche sich je nach ihrer Zahl zu einem bald kürzeren, bald längeren Stämmchen vereinigen und durch dieses dem Vagusganglion zugeführt sind. Er bleibt dem Vagus verbunden und da er von da mit seinen Wurzeln zum Rückenmark herabsteigt, heißt er auch *Recurrens*. Bei den *Säugethieren* verlässt er, dem Vagus angeschlossen, die Schädelhöhle (Foramen jugulare) und geht erst außerhalb derselben mit jenem eine Verbindung ein, indem er in das Ganglion nodosum einen Ast sendet (R. internus). Ein zweiter Ast geht mit Verbindungen mit Cervicalnerven in den M. trapezius (s. oben). Da der in den Vagus gelangende Accessoriusast wahrscheinlich in die Bahn des R. laryngeus inferior vagi übergeht, dürfte die Ausdehnung des Ursprungsgebietes des Accessorius ins Rückenmark mit jener des Endgebietes im Zusammenhang stehen. Da diese Ursprungsausdehnung distalwärts erfolgt, an eine entsprechende Ausdehnung der gangliösen Ursprungskerne geknüpft, kann der Austritt der Wurzelfäden nur am Rückenmark erfolgen und er erscheint zwischen vorderen und hinteren Cervicalnervenwurzeln, da deren

motorische Ursprungskerne in den Vorderhörnern des Rückenmarks einer Fortsetzung des Accessoriuskernes in ihr eigenes Territorium im Wege stehen. Der Ursprung reicht viel tiefer als bei den Sauropsiden, bis ins Niveau des 5.—7. Cervicalnerven herab. So besteht für den Nerven eine continuirliche Weiterbildung.

Im Ganzen genommen bezeichnen die Veränderungen des Vagus, indem sie an bedeutende Umgestaltungen der Organisation geknüpft sind, *den Weg dieses großartigen Processes*. Mag man seinen Ausgang von einem einheitlichen Nerven annehmen oder den Vagus als polymeren Nerven betrachten, das wird nicht hindern, in seinen Beziehungen eine mächtige Verschiedenheit von allen anderen Kopfnerven zu erkennen.

C. E. E. Hoffmann, Beitr. z. Anat. und Physiol. des N. vagus. Gießen 1860. Über den R. lateralis s. M. Malbranc, Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XXVI.

Der Anlass dazu ist in den Umwandlungen des primitiven Gebietes gegeben und dafür ist die Örtlichkeit von größtem Belang. Indem jenes Gebiet an der Grenze gegen den Rumpf liegt, wird ihm eine durch Überschreiten der Grenze ermöglichte Vergrößerung und Erweiterung zu Theil, und damit wächst auch die Ausdehnung des Nerven, welcher dadurch zu allen übrigen Kopfnerven im Gegensatze steht.

Aus der Abstammung des Accessorius von einer hinteren Gruppe der Vaguswurzeln und aus seiner Zutheilung zu einem am Rumpfe liegenden Muskel darf gefolgert werden, dass diese Muskulatur ursprünglich dem Kopfe zukam, dass aber auch jene Wurzeln nichts mit den Kiemen zu thun haben und die Gesammtheit der Wurzeln des Vagus nicht ohne Weiteres auf Kiemen bezogen werden darf. Wie das Kiemengebiet der Cranioten als ein abgeschlossenes sich darstellt, wie es auch in seiner allmählichen Reduction durch die Vergleichung aus einer größeren Kiemenzahl hervorgegangen nachzuweisen ist, so sind es doch nur deren 8, die den Ausgangspunkt bilden und über welche hinaus kein sicherer Anhaltepunkt mehr besteht. Bei der Erhaltung des Accessorius und seiner Ausbildung in der aufsteigenden Reihe blieb gerade die hintere Gruppe von Vaguswurzeln conservativ, und wenn die Reduction und der schließliche Wegfall hinterer Kiemen eine Beschränkung des Wurzelcomplexes des Vagus hervorrief, so konnte sie nur die *vor* den Accessoriuswurzeln befindlichen Wurzelbestandtheile des Vagus betreffen. Im Großen und Ganzen spricht sich darin eine beträchtliche Entfernung von dem bei Acraniern gegebenen Verhalten aus.

L. W. Th. Bischoff, Nervi accessorii Willisii. Anatomia et physiologia. Heidelbergae 1832. E. T. Bonnsdorff, Descript. anat. nerv. cerebral. Corvi cornicis. Helsingfors Act. Soc. Finn. 1850. Derselbe, Nerv. cerebr. Gruis cinereae. Ibidem. 1851. C. M. Ritzel, Comment. de nervis trig. et glossoph. avium. Diss. Halis 1842. J. G. Fischer, Amphib. nud. neurolog. Specimen prim. Berol. 1843. Derselbe, Anatom. Abh. über die Perennibranch. und Derotremen. Hamburg 1864. C. Gegenbaur, Die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältnis zur Wirbeltheorie des Schädels. Jen. Zeitschr. Bd. VI. Derselbe, Kopfskelet d. Selachier. S. 264. J. C. Ewart, On the cranial Nerves of Elasmobranch Fishes. Proceed. Roy. Soc. Vol. XLV. p. 524. W. H. Jackson and Br. Clarke, The Brain and cranial Nerves of Echinorhinus spinosus. Journ. of Anat. and Phys. Vol. X. H. B. Pollard, On the Anatomy and Phylogenetic Position of Polypterus. Zool. Jahrb. Bd. V. N. Goronowitsch, Das Gehirn und die Cranialnerven von Acipenser ruthenus. Morph. Jahrb. Bd. XIII. Derselbe, Der Trigemino-Facialis-Complex von Lota vulgaris. Festschr. f. Gegenbaur. Bd. 3. G.

Ruge, Das peripherische Gebiet des Facialis. Ebenda. H. Beauregard, Encéphale et nerve craniens du Ceratodus Forsteri. Journal de l'Anat. et de la Phys. Paris 1881. Ch. Julin, Sur l'appareil vasculaire et la système nerveux périphériques de l'Ammocoetes. Archives de Biologie. T. VII. F. Fée, Nerf pneumogastrique des Poissons. Mém. de la Soc. des sc. nat. de Strasbourg 1870. Th. W. Shore, The Morphology of the Vagus nerve. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXII. van Wijhe, Das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Niederl. Archiv f. Zoologie. Bd. V. J. v. Plessen und J. Rabinowitz, Die Kopfnerven v. Salamandra maculata. München 1891. C. J. Herrick, Cranial Nerves of Amblystoma. Journal of comp. Neurol. Vol. IV. C. v. Kupffer, Studien etc. 3. Heft. München 1895. F. Pincus, Die Hirnnerven von Protopterus annectens. Morph. Arbeiten. Bd. IV. O. S. Strong, The cranial nerves of Amphibia. Journal of Morph. Vol. X. E. Ph. Allis, Muscles and Nerves in Amia calva. Journal of Morph. Vol. XII.

4. Hypoglossus. (XII.)

§ 222.

Wenn wir den Vagus als den letzten der Kopfnerven, und zwar auf Grund des Abschlusses des Kopfes mit der Kiemenregion betrachteten, so muss dem Hypoglossus die Zugehörigkeit zu Spinalnerven zugestanden werden, wofür zahlreiche Thatsachen sprechen.

Obwohl zuzugeben ist, dass dieses 12. Paar sich unter den Kopfnerven das Bürgerrecht erworben hat, so steht es doch dadurch, dass eben darin ein secundärer Zustand liegt, in scharfem Contraste mit den übrigen, und ich ziehe vor, zugleich seine Genese bei den Spinalnerven von den übrigen Kopfnerven gesondert vorzuführen. Dadurch soll nicht seine erlangte Beziehung beeinträchtigt werden, aber es soll vermieden werden, ihn mit den anderen, mit denen er gar nichts zu thun hat, so in gleicher Reihe auftreten zu lassen.

Es sind mehrere Spinalnervenpaare, aus denen er sich constituirt. Bei Amphibien zeigt sich ein scheinbar primitiver Zustand, da es nur der erste Spinalnerv ist, welcher nicht mehr das Cranium durchsetzend, als Hypoglossus erscheint. Da sonst die Mindestzahl durch zwei Spinalnerven gebildet wird, darf man fragen, ob hier nicht eine Verschmelzung oder auch Reduction von Nerven vorliege. Zwei Wurzeln bestehen bei *Cyclostomen* (Ammocoetes), während eine größere Zahl (bis 5) den *Selachiern* zukommt. Diese allerdings das Cranium durch besondere Öffnungen verlassenden Nerven erscheinen hier als vordere (ventrale Wurzeln) und wurden, da sie im Bereiche der Vaguswurzeln austreten, früher von mir dem letzteren Nerven zugezählt.

Die Entstehung der Nerven geht als eine Sonderung aus einem größeren Nervencomplex hervor und ist eng verknüpft mit *Umgestaltungen,* welche die dem Kopf folgende ventrale Rumpfregion successive erfährt. Wir können sie daher nicht ohne Berücksichtigung auch dieser Vorgänge betrachten. Da dieselben bei Fischen in der Vorbereitung sich darstellen, bringen wir sie erst dort zur Behandlung und geben vom Hypoglossus hier nur Einiges aus den höheren Abtheilungen an.

Bei den *Sauropsiden* walten mannigfache Zustände, aber der Hypoglossus tritt immer durch das Cranium (Occipitale laterale), und zwar oft durch mehrere

Öffnungen, wenn er nicht durch eine einzige, aus dem verlängerten Mark kommende Wurzel gebildet ist. Dies soll bei Ophidiern und manchen Lacertiliern der Fall sein. Zwei Wurzeln besitzt Alligator, auch Chelonier (Emys) und ebenso die Vögel, bei denen iedoch eine davon sich alsbald wieder in zwei Nerven spaltet, so dass drei Öffnungen zum Durchlasse bestehen. Auch die *Säuger* sind mit mehreren Wurzeln versehen. Diese Wurzeln des Hypoglossus entsprechen wohl durchgehends *vorderen* oder *motorischen* Wurzeln von Spinalnerven, wie sie denn auch im Anschlusse an die spinalen vorderen Wurzeln ihren Austritt aus dem Nachhirn nehmen. Dass im Hypoglossus *complete Spinalnerven* vorliegen, bezeugt die ein Ganglion besitzende hintere Wurzel, wie sie sowohl bei Selachiern (Pristiurus, Ostroumoff) als auch bei Amphibien sich darstellen ließ.

Das Vorkommen einer ganglíösen dorsalen Wurzel ist bei Säugethieren beobachtet (C. K. Mayer). Auch die Ontogenese hat die Ganglienbildung nachgewiesen (L. Froriep). Wenn es durch all dieses sicher wird, *dass im Hypoglossus den Gehirnnerven angeschlossene Spinalnerven bestehen*, die sich hauptsächlich in ihren ventralen oder motorischen Wurzeln erhalten, während die dorsalen, sensiblen, theilweise oder ganz zu Grunde gehen, so ist mit diesem Vorgange zugleich eine Wanderung des centralen Gebietes zu constatiren, welches in das verlängerte Mark geräth. Es sind die Hypoglossuskerne bis in das Niveau des Vagus gelangt, und dadurch wird ein eclatantes Beispiel für Lageveränderungen auch centraler Einrichtungen dargestellt. Wahrscheinlich steht dieser Vorgang mit Lageveränderungen des Endgebietes dieses Nerven im Zusammenhang.

Das Endgebiet des Hypoglossus findet sich bei *Cyclostomen* (Ammocoetes) in den drei ersten Rumpfmyomeren (Julin), welche über die Kopfregion nach vorn gerückt sind. Diese Myomeren erscheinen bei den *Gnathostomen* nur ontogenetisch in jenem Verhalten. Sie kommen in ventrale Lage und lassen die Muskulatur hervorgehen, welche die Kiemenbogen ventral überlagert und aus welcher die Muskulatur der Zunge sich entwickelt. Der Nerv ist also bei den Cyclostomen noch nicht in der Bedeutung, welche er bei den Gnathostomen, am vollständigsten bei den Säugethieren erlangt. An ihn schließen sich Cervicalnerven an, welche vorwiegend der vorderen Halsmuskulatur zugehen. Ein schon bei Reptilien vorkommender *Ramus descendens* ist bei Vögeln in einen vorderen und hinteren Zweig getheilt, davon der erstere mit der Trachea den Weg nimmt. Bei den Säugethieren nimmt er einige Cervicalnerven auf. Bei allen höheren Gnathostomen ist er das Product der Ausbildung einer Halsregion, wie bei den Säugethieren die bedeutende Stärke des Stammes der Ausbildung der Zungenmuskulatur entspricht.

So zeigen sich die *Kopfnerven* sehr verschiedenartigen Ursprungs, der unter so vielen Veränderungen, welche die Nerven mit den Umgestaltungen ihrer Gebiete erfuhren, wenigstens zum Theil erhalten bleibt. Auch darin kommt ein sehr verschiedenes Maß zum Ausdruck, wie solches auch in den Veränderungen liegt, mit denen die jeweiligen neuen Einrichtungen sich geltend machen.

Von den Rumpf- oder Spinalnerven.

Allgemeines Verhalten.

§ 223.

Für die Spinalnerven erkennen wir den Hirnnerven gegenüber keineswegs principielle Verschiedenheiten, und wenn auch bei den Cranioten nicht mehr wie bei den Acraniern eine so bedeutende Gleichartigkeit sämmtlicher Nerven in den Hauptpunkten obwaltet, so giebt sich doch die große Differenz aus den vielartigen Umgestaltungen zu verstehen, welche, am Kopfe vor sich gegangen, auch seine Nerven treffen mussten.

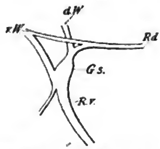
Wir finden sie demzufolge auch nicht streng auf das Rückenmark beschränkt, und wie Hirnnerven mit ihrem Ursprunge auf das Rückenmark fortgesetzt sind (der Accessorius vagi) so sind auch Spinalnerven, wenn selbst nur mit ihren ventralen Wurzeln, in das verlängerte Mark vorgerückt, so dass die im Gebiete des Vagusursprunges befindlichen früher einmal von mir dem Vagus beigerechnet werden konnten. Es besteht somit in solchen Nerven eine *intermediäre Abtheilung von solchen*, welche je nach ihrem specielleren Verhalten als *occipitale, spino-occipitale* oder *occipito-spinale* unterschieden wurden (M. FÜRBRINGER). Ehe wir auf diese übergehen, empfiehlt sich die Vorführung der echten Spinalnerven, da an den ersteren meist nur theilweise der Charakter der Spinalnerven besteht und Verbindungen mit den letzteren, echten, alsbald eingegangen werden.

An den *Spinalnerven der Cranioten* erhält sich der getrennte Austritt der motorischen und der sensiblen Wurzel, wie wir sie schon bei Amphioxus trafen, und die sensible ist mit einem Ganglion versehen, welches bei Amphioxus noch mit dem Integument verbunden war. Unter den *Cyclostomen* erhält sich ein getrennter Verlauf jeder der beiden Wurzeln bei Petromyzon, jede Wurzel repräsentirt je einen dorsalen oder ventralen Spinalnerv, die sich nicht unter einander verbinden. Die Myxinoiden lassen zwar den Abgang der dorsalen und der ventralen Nerven gleichfalls selbständig erscheinen, allein es findet doch eine Verbindung beider jetzt als Wurzeln erscheinender Nerven zu einem gemischten *Spinalnerven* statt. Also kommt es schon bei den Myxinoiden zu einer Verschmelzung beider Wurzeln zu einem einheitlichen Spinalnerven. Der dorsale Spinalnerv tritt in der Regel *vor* dem ventralen aus, etwa in derselben Entfernung, in welcher dem ventralen wieder der nächste dorsale folgt. Die Verbindung der Wurzeln herrscht auch bei den Gnathostomen.

Die Incongruenz des Wurzelabganges besteht auch noch bei Gnathostomen. Bei Selachiern nimmt die dorsale Wurzel ihren Weg durch das Intercalarstück der Wirbelsäule, während die ventrale Wurzel den Bogenknorpel durchsetzt. Die Verbindung beider Wurzeln außerhalb der Wirbelsäule geschieht dabei derart, dass die ventrale Wurzel sich in einen Ramus dorsalis und Ramus ventralis spaltet, während die dorsale alsbald in ein Spinalganglion übergeht (Fig. 509 *G.s*). Aus diesem tritt dorsal ein Ast ab, der sich mit dem dorsalen Aste der ventralen Wurzel zusammenschließt,

während ventral ein starker ventraler Ast aus dem Ganglion hervorkommt, zu welchem auch der ventrale Ast der ventralen Wurzel getreten ist. Ebenda geht auch ein R. visceralis (Fig. 509) ab. Diese Zustände ändern sich allmählich etwas in der Caudalregion, sind aber für das Wesentliche noch dauernd (Scyllium, v. IHERING). Es zeigt sich so die Entstehung gemischter Bahnen für dorsale und ventrale Äste der Spinalnerven in separater Weise.

Fig. 509.



Spinalnerv eines Scyllium. *d.W* dorsale Wurzel. *r.W* ventrale Wurzel. *Rd* Ramus dorsalis. *R.v* Ramus ventralis. *G.s* Ganglion spinale. (Nach v. IHERING.)

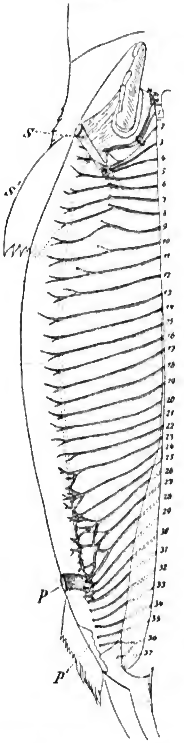
Der selbständige Austritt jeder Nervenwurzel erhält sich auch bei Ganoiden, so bei Acipenser, wo wieder verschiedene Skelettheile der Wirbelsäule dem Durchlasse dienen. Bei Amia durchsetzen sie dagegen das intervertebrale Ligament, aber getrennt, und bei Teleostei kann auch der Wirbel an seinem Bogentheile die beiden Durchlässe darbieten (Perca, Lucioperca, Pleuronectes platessa), oder es tritt die ventrale Wurzel durch ein Loch im Bogen des Wirbels, während die dorsale Wurzel im Zwischenbogenbande den Rückgratcanal verlässt (Cyprinus, Silurus). Im Ganzen besteht hier eine große Mannigfaltigkeit des Austrittes, von welcher wir nur einige Fälle hervorgehoben haben. Dabei zeigt sich aber noch bei manchen (Gadiden) das oben von Selachiern beschriebene Verhalten in einer Modification, indem zu der Verbindung der Äste noch eine solche mit dem je nächstfolgenden Spinalnerven kommt. Damit wird zwar immer erst außerhalb der Wirbelsäule die Verbindung der beiden Wurzeln zu einem Spinalnerven ermöglicht, aber sie kommt doch jetzt schon durch die Wurzeln selbst und nicht mehr an deren Ästen zu Stande. Es zeigt sich also ein langer Weg, auf welchem die ursprünglich auf durchaus getrennten Bahnen verlaufenden dorsalen und ventralen Spinalnerven, zu einer Vereinigung gelangend, je einen gemischten Spinalnerven bilden, für welchen dann jene getrennten Nerven die Wurzeln sind. Der Weg beginnt an der Peripherie und, sich mählich verkürzend, schließt er zuletzt mit der Vereinigung der Wurzeln auf dem Austritte aus dem Rückgratcanal ab. Daraus entspringt dann das Verhalten der höheren Abtheilungen.

Die Vertheilung der Spinalnerven hält sich zwar im Allgemeinen an die Körpermetamerie, aber bei Fischen nicht genau an die Wirbel. Die schon bei Selachiern, besonders an der Schwanzwirbelsäule, auftretende Diplospondylie, welche auch bei Amia besteht, zeigt zwei Wirbel einem Körpermetamer zugetheilt, wie es sich durch die Rumpfmuskulatur erweist. Nerv und Muskel zeigen damit eine engere Zusammengehörigkeit, als das Achsenskelet zu diesen. Die Nerven fallen dabei nicht direct den betreffenden Myomeren zu, sondern auf der Verbindung je zweier der letzteren (Ligamentum intermusculare, v. IHERING).

Der Austritt der Spinalnerven bleibt zwar im Allgemeinen intervertebral, zwischen den Bogen der Wirbel (intercrural), aber es findet sich doch in vielen Fällen ein getrennter Durchtritt, wie z. B. an den präsacralen Wirbeln der Vögel, wo doppelt über einander liegende Löcher bestehen. Unter den Säugethieren besteht eine

Aufnahme des Foramen intervertebrale in den knöchernen Bogen an manchen Wirbelgruppen, was als secundärer Befund zu gelten hat. Beim Tapir wird so der Atlas vom 1. Cervicalnerven durchbohrt, der Epistropheus vom 2. bei Hyrax. Bei den Schweinen bieten Ähnliches die meisten Cervical- und Thoracalwirbel. Wiederkäuer besitzen mehrere Thoracal- und Lumbalwirbel durchbohrt.

Fig. 510.



Spinalnerven von Spinax niger. *x, y, z* Occipitospinalnerven. *S* Schultergürtel. *S'* Brustflosse. *P* Beckengürtel. *P'* Bauchflosse. Die Abgrenzung der Niere ist angedeutet. (Nach C. Braus.)

Die Gleichartigkeit des Verhaltens in der gesammten Länge des Rumpfes geht bei den *Gnathostomen* verloren mit der Entstehung der Gliedmaßen. Äußere Verhältnisse beherrschen auch hier das Nervensystem. Wie die Gehirnnerven mit der Ausdehnung ihres Gebietes sich umfänglicher gestalteten, so wird dieses auch den Spinalnerven zu Theil, und mit der Verjüngung des Rumpfes zum Schwanzende findet eine allmähliche Volumsabnahme auch an den Nerven statt. An jedem Spinalnerv erscheint in Anpassung an die Sonderung der Seitenrumpfmuskulatur in einen *dorsalen* und einen *ventralen* Muskeltract die Trennung eines dorsalen und eines ventralen Astes. Bei *Teleostei* besteht auch noch ein *Ramus medius*. Der dorsale Ast begiebt sich meist steil empor, empfängt auch eine Verbindung von dem vorhergehenden Spinalnerven und versorgt den oberen Theil des dorsalen Seitenrumpfmuskels, in dessen unteren Theil der Ramus medius tritt, welcher, wie es scheint, dem umfänglichen Ramus ventralis zuzurechnen ist. Es trifft somit hier die Vertheilung der beiden Hauptäste eines Spinalnerven nicht streng an die beiden Abschnitte des Seitenrumpfmuskels geknüpft, und dem Ramus ventralis fällt der Hauptantheil zu, wenn wir auch den Ramus medius ihm zurechnen, doch dürfte dieser, zumal seine Hauptverzweigung dem Integument zukommt, trotz seines Abgangsverhaltens, dem dorsalen Aste zugehörig sein. Der Ramus ventralis verläuft als *N. intercostalis*. Während der Ramus dorsalis im Großen und Ganzen das gleichartige Verhalten beibehält, wird der ventrale durch die Gliedmaßen afficirt. Mit der auf sie gelangenden Rumpfmuskulatur kommen auch die Nerven dieser Muskeln der Gliedmaße zu, und auch die integumentale Entfaltung auf der Gliedmaße lässt die sensiblen Theile jener ventralen Äste ein ausgedehnteres Gebiet gewinnen, als

vorher am Rumpfe gegeben war. Daraus resultirt eine Zunahme des Volums jener Nerven, durch welche sie sich vor den anderen am Rumpfe gebliebenen auszeichnen.

Während die Rami dorsales sich für jedes Rumpfsegment gleichartig zu verhalten pflegen und höchstens durch Abgabe von Zweigen zu einem Sammelnerven (s. oben bei den Kopfnerven, S. 820) Veränderungen erfahren, kommt den ventralen Ästen manche bedeutende Veränderung zu. Es sind hierfür wesentlich zweierlei Zustände ins Auge zu fassen. Vor Allem ist es die Verbindung, welche die Rami ventrales unter einander eingehen. Indem ein Nerv dem nächsten einen Zweig sendet und der folgende ebenso verfährt, entstehen *Schlingenbildungen*, Ansae, welche durch Fortsetzung ähnlichen Verhaltens neue Nervencombinationen hervorgehen lassen, aus denen dann die fernere Verzweigung vor sich geht. So entsteht die Bildung von *Geflechten* (Plexus).

Sie ist wenig ausgesprochen bei den Fischen und zeigt sich verwickelter bei den pentadactylen Wirbelthieren. Beiderlei Zustände ergeben sich vorzugsweise aus dem Verhalten der bezüglichen Muskulatur. Je nach Maßgabe der Gleichartigkeit der der Gliedmaße angehörigen Muskulatur geschieht an den Bahnen der entsprechenden Nerven keine oder nur eine geringe Veränderung, während mit der Entstehung einzelner Muskeln aus mehreren Myomeren und mit der in der Folge wiederum auftretenden Sonderung neuer Muskeln aus vorher einheitlichen Massen eine im Plexus ausgedrückte Nervencombination entstehen musste.

Einen Überblick über das Gesammtverhalten der *Rami ventrales* bietet vorstehende Fig. 510, in welcher der Einfluss der Gliedmaße auf das Verhalten jener Nerven hervortritt.

Von den Übergangsnerven.

Verlauf zur Peripherie. Plexus cervico-brachialis.

§ 224.

Indem wir hier von Übergangsnerven sprechen, muss betont werden, dass es sich um keine primitiven Zustände handelt, denn wir werden keinen auf besondere Art ausgeführten Zuwachs erfahren, und noch weniger besteht zwischen Kopf und Rumpf eine am Nervensystem ausgesprochene scharfe Grenze. Wir treffen vielmehr wesentlich nur Verschiebungen. Wie der Vago-accessorius sein Endgebiet in den Rumpf erstreckt und auch mit seinem Ursprunge weit über das Nachhirn in das Rückenmark sich fortgesetzt hat, so greifen auch von letzterem die Gebiete in einander, und dabei sind auch andere Organsysteme, vor Allem das Skelet, lebhaft betheiligt. Zwischen Kopf und Rumpf befindet sich somit eine besonders unruhige, in den Beziehungen zur Nachbarschaft schwankende Region.

Wenn wir überall im Organismus, durch die Vergleichung geleitet, auf Veränderungen stoßen und nirgends Ruhe walten sehen, so liegt in jener Gegend doch etwas Besonderes vor, indem von der einen nach der anderen Seite wechselseitige Übergriffe stattfinden. Wie dem Cranium an dieser Grenze ein Zuwachs

ward, war schon früher Gegenstand der Betrachtung (S. 326, 349). Hier hat das Verhalten der Nerven zur Darstellung zu gelangen. Schon bei den *Cyclostomen* bestehen hinter den letzten Vaguswurzeln, durch die Abgangsstelle ausgezeichnet, durch vordere und hintere Wurzeln repräsentirt, zwei Nerven (Fig. 505 *p*), denen wir von nun an begegnen, in größerer Zahl (4—5) als in das Cranium mit aufgenommene *Occipitalnerven* (M. FÜRBRINGER) bei *Elasmobranchiern*. Sie folgen im Schädeldurchtritte nicht nur auf den Vagus, sondern können auch unter demselben, zuweilen sogar vor dessen Austrittsstelle ihren Durchtritt beginnen (Heptanchus). Die dorsale Wurzel des ersten dieser Nerven kann sogar in ihrem Durchtritte vor dem Vagus erscheinen (Bdellostoma Bischoffi). Die vordersten sind schwächer, so sogar, dass man sie als rudimentär geworden betrachten könnte. Da diesen Nerven auch die dorsale Wurzel fehlt, ist die Rückbildung noch weiter ausgesprochen. Sie kommt sogar in letzterer Beziehung theilweise zur ontogenetischen Beobachtung.

Aus all diesem darf man daran denken, dass hier sogar eine größere Zahl von Spinalnerven vorgelegen habe, die mit dem successiven Vorwärtsrücken ins Cranium einer theilweisen Rückbildung verfielen, so dass die noch bestehenden Nerven nur Reste einer reicheren Bildung sind.

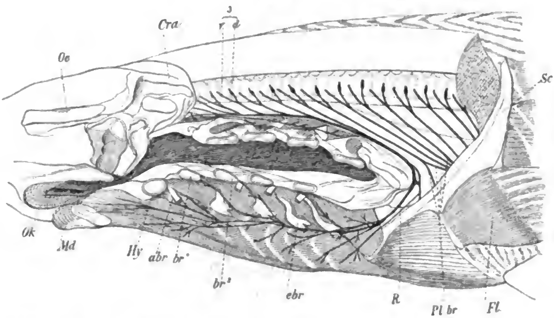
Das gesammte, hier an dem Grenzbezirke zwischen Nachhirn und Rückenmark gegebene Verhalten lässt auf eine hier abgelaufene oder vielleicht noch im Ablaufe begriffene Umgestaltung schließen, indem dem Rückenmark entstammende Nerven gegen das Gehirn vordrangen und dabei theilweise einer Reduction verfielen. Da wir auch vom Gehirn aus ihre Ursprünge ins Rückenmark verlegende oder vielmehr dahin ausdehnende Nerven fanden, besteht hier an der Grenze in gewissem Sinne neutrales Gebiet, auf welchem von beiden Seiten her vordringende Veränderungen sich abspielen.

Nach dem Austritte erfolgt ein Anschluss der Nerven an einander zur Bildung eines gemeinsamen Stammes, welcher *als Sammelnerv* sich darstellt, indem nach den Occipitalnerven auch occipito-spinale Nerven, die Vermittler zu den spinalen Nerven, in sehr wechselnder Zahl in ihn übergehen. Die in dem Stamme sich vereinigenden Nerven repräsentiren einen *Plexus cervicalis*. Aus diesem gelangen sie zu den unmittelbar folgenden Spinalnerven, mit denen sie, zur vorderen Gliedmaße sich begebend, einen *Plexus brachialis* (Fig. 511) zusammensetzen. Dieser ist aber nur die Fortsetzung des Cervicalgeflechtes, aus dessen vorderstem Abschnitt die epibranchiale Muskulatur versorgt wird. Der epibranchial entstandene Collectorstamm kommt hinter der letzten Kieme in hypobranchiale Bahn (Fig. 511) und nimmt zwischen der hypobranchialen Muskulatur seinen vorwärts gerichteten Weg, auf dem er seine Vertheilung an jene Muskeln und schließlich sein Ende findet. So werden die hier in Betracht kommenden Nerven zuerst caudalwärts geleitet und dann ventralwärts gekrümmt. Nach Maßgabe der Zahl der betheiligten Nerven sowie der Ausdehnung des Kiemenkorbes ist die durch den Nervenapparat gebildete Schleife von verschiedener Ausdehnung. Wenig gebogen erscheint der Nerv bei Holocephalen. In allen die Zusammensetzung dieser

Nervenbahnen betreffenden Einzelheiten ergeben sich schon bei Selachiern außerordentliche Differenzen.

Aus den Verlaufsverhältnissen des Sammelnerven wie auch des aus ihm fortgesetzten Nervenstammes, wie dieses besonders bei Haien sich darstellt, erhellt aufs klarste das Eindringen des Kiemenapparates in den Rumpf und der daraus entstandene Umweg, den die Nervenbahn für die hypobranchiale Muskulatur einschlagen muss. Somit liegt hier gegen den primitiveren, noch bei Acraniern bestehenden Befund eine bedeutsame Umgestaltung, *welche ebenso mit der Reduction des Craniums an seinem chordalen Abschnitte im Zusammenhange steht.* Denn

Fig. 511.



Occipitale und spinale Nerven von Mustelus vulgaris. Linke Seite. Der laterale Theil der Visceralregion ist bis zu den Ansätzen der Mm. coraco-arcnales entfernt, so dass man die durchschnittenen Mittelstücke der Kiemenbogen und zwischen ihnen die Tiefe der Kiemen- oder Pharynxhöhle sieht. Desgleichen ist das gesammte Constrictorensystem mit Ausnahme geringer Reste, sowie die dorsale Seitenrumpfmuskulatur sammt Levator scapulae weggenommen. Occipital- und Spinalnerven liegen frei. *Cra* Cranium. *Oc* Auge. *Ok* Oberkiefer. *Md* Unterkiefer. *Hy* Hyoid. *abr* erste Kiemenarterie. br^1 erster, br^2 zweiter Kiemenbogen. *ebr* Ectobranchiale. *Sc* Schulterknorpel. *Fl* Flosse. $\overset{3}{\widehat{v\ d}}$ dritter Spinalnerv mit ventraler und dorsaler Wurzel. *Pl.br* Plexus brachialis. *R* Fortsetzung des Plexus cervicalis. (Nach M. Fürbringer.)

wenn es sicher ist, dass die Kiemen dem Kopfe angehören, so muss auch die Kiemenregion dem Kopfe entsprochen haben und der die Nerven zu Kiemen durchlassende Theil des Craniums in seiner Ausdehnung den Kiemen entsprechend gewesen sein.

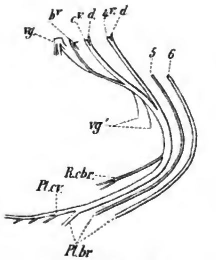
Es sind also, wenn auch im Großen die beregte Kiemenverlagerung die Hauptsache bildet, doch verschiedene Factoren an diesem großartig zu nennenden Vorgange betheiligt, von denen die Ausbildung der Kiemen selbst, wie sie in der Volumsentfaltung der Taschenwände sich zu erkennen giebt, der bedeutsamste ist. Damit stimmt auch der bei den *Cyclostomen* (Petromyzon) bestehende Befund, wo die mit einem occipitalen Nervenpaar (M. Fürbringer) beginnenden Nervenbahnen den gleichen Umweg um die Kiemen zurücklegen, um zu der der hypo-

branchialen Muskulatur der Gnathostomen homologen Muskulatur zu gelangen (vergl. Fig. 411, S. 641).

Von *Ganoiden* zeigt nur noch Acipenser eine größere Zahl occipito-spinaler Nerven (4—6), während Amia einen letzten sehr rückgebildeten Occipitalnerv besitzt. Mehrere Occipitospinalnerven hat Lepidosteus, nur einen Polypterus, und bei den *Teleostei* sind ebenfalls nur zwei occipito-spinale Nerven erhalten. Dagegen sind die *Dipnoer* durch 4—5 theils noch occipitaler, theils occipito-spinaler Nerven im Anschluss an die Knorpelganoiden. Aus den Gesammtbefunden bei Fischen ergiebt sich eine Verminderung der bezüglichen Nerven. Was bei Selachiern noch unter und hinter dem Vagus das Cranium durchsetzt, kommt zu allmählichem Schwunde, und es vereinfacht sich zugleich die Plexusbildung. Dem aus nur wenigen Nerven gebildeten Cervicalgeflecht schließt sich unabgegrenzt das Armgeflecht an, an welchem bei Teleostei gleichfalls nur einige Nerven betheiligt sind.

Es ist also auf diesem Wege eine bedeutende Reduction erfolgt und an der Stelle des bei Selachiern vorhandenen Reichthums der sich um den Kiemenapparat begebenden Nerven ist eine nur geringe Zahl betheiligt. Sehen wir einen solchen Befund etwas näher an (Fig. 512). Dem ersten, nur einer ventralen Wurzel entsprechenden Nerven (b^v) schließen sich ein paar Vaguszweige an, welche bald wieder abgehen (*vg'*). Der Nerv selbst verlässt das Cranium zwischen diesem und dem einen Wirbel repräsentirenden ersten freien Occipitalbogen, woraus sich durch die Vergleichung mit Amia eine Deutung als *zweiter* occipito-spinaler Nerv darstellt. Dann ergiebt der folgende, dorsale und ventrale Wurzeln aufweisende Nerv sich gleich dem *dritten* occipito-spinalen von Amia. Mit dem folgenden Nerven $4^{v.d}$ vereinigen sich diese Nerven zu einem den Plexus cervicalis repräsentirenden Stamme, aus welchem sowohl ein Nervus coraco-branchialis (*R.cbr*) für die gleichnamigen Muskeln, als auch zu anderen und Verbindungen mit dem aus zwei ferneren Spinalnerven gebildeten Plexus brachialis (*Pl.br*) hervorgehen.

Fig. 512.



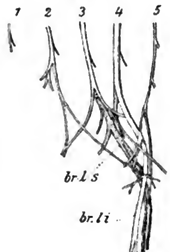
Plexus cervico-brachialis von Esox lucius. *vg*, *vg'* Vagus. b^v zweiter occipito-spinaler Nerv. $c^{v.d}$ dritter occipito-spinaler Nerv. $4^{v.d}$, *5*, *6* Spinalnerven. *Pl.cr* Plexus cervicalis. *Pl.br* Plexus brachialis. *R.cbr* Ramus coraco-branchialis. (Nach M. Fürbringer.)

Die Vergleichung der bei den Fischen in den Nerven und ihren Verbindungen gegebenen Thatsachen zeigt hinsichtlich der den Nerven zukommenden Ordnungszahlen große, am meisten für den Plexus brachialis hervortretende Verschiedenheiten, und der erste, von seinem Ramus ventralis zu dem genannten Plexus sich abzweigende Spinalnerv hat bald eine niedere, bald eine höhere Ordnungszahl. Letzteres ergiebt sich vorzüglich für die Selachier, ersteres für die Mehrzahl der übrigen Fische. Da wir annehmen müssen, dass je weiter proximal der Plexus brachialis zur Construction gelangt, desto ältere Zustände vorliegen, trifft sich bei

den Selachiern eine Wanderung der Vordergliedmaße ausgedrückt (BRAUS), welche nicht auf höhere Zustände sich vererbt.

Von Occipitalnerven ist bei Amphibien nichts vorhanden, und auch spino-occipitale Nerven fehlen, denn die uns jenseits der Hirnnerven begegnenden Nerven sind freie Spinalnerven. Wenn diese auch sich mit beiderlei Wurzeln zeigen, so ergiebt sich doch der erste in verschiedener Art reducirt und kann bei erwachsenen Anuren ganz fehlen, so dass der erste auf den Vagus folgende Nerv der zweite Spinalnerv ist (Fig. 513 *2*). In die zuerst erfolgende Plexusbildung treten außer jenem ersten Nerven noch fernere ein. Der *Plexus cervico-brachialis* ist aber noch einheitlich, wenn man auch auf den cervicalen Antheil, wie auf den brachialen bestimmte Nerven zählen kann. Der erstere beansprucht 1—3 Nerven, etwas mehr der andere, dem bei Urodelen der 2.—5. (der 2.—6. bei Cryptobranchus) zugerechnet wird. Im Einzelnen zeigen sich für beide Abschnitte ziemliche, selbst unter den Gattungen herrschende Differenzen. Diese werden zum Theil von einer Reduction beherrscht, und im Allgemeinen geht eine größere Nervensumme in den genannten Plexus der Urodelen über, als bei den Anuren, und auch in jenem Urodelenbefunde liegt vielleicht bereits eine Einschränkung vor. Immerhin ist aber bei den Amphibien, wohl durch die Gliedmaße erreicht, ein aus der Vergleichung der niederen Abtheilungen sich ergebendes Schwanken aufgegeben, welches in der Zahl der cervico-brachialen Nerven bei den Fischen waltet und sogar innerhalb der Elasmobranchier besteht. Genauer ist der von den Selachiern an vor sich gehende Process als eine Reduction zu bezeichnen, denn die Zahl der betheiligten Nerven gewinnt ihre bedeutendste Höhe unter den Selachiern bei den Rochen (mehr als 20), und nimmt bei Holocephalen, Dipnoern und Ganoiden, mehr noch bei Teleostei ab. Wie sehr die Brustflosse an diesen Differenzen betheiligt ist, lehrt die Vergleichung von Haien und Rochen. Daher können auch diese Befunde nicht so einfach mit denen der höheren Abtheilungen zur Vergleichung kommen.

Fig. 513.



Plexus cervico-brachialis von Siredon pisciformis. *1—5* Spinalnerven. *br.li* N. brachialis longus inferior. *br.ls* N. brachialis longus superior. (Nach M. FÜRBRINGER.)

Die beiden an einander geschlossenen Geflechte ergeben Verschiedenheiten, welche zum Theil auch in die höheren Zustände sich fortsetzen. Während bei Fischen das Geflecht mehr eine Verbindung, eine successive Aufnahme und Abgabe von Nerven vorstellte, ist es bei Amphibien, und zwar wesentlich an seinem brachialen Abschnitte viel complicirter geworden. Der cervicale bietet in einem spärlichen Austausche von Nerventheilen einen engeren Anschluss an Fische. Die aus dem Brachialgeflecht sich auslösenden Nerven lassen bei aller Mannigfaltigkeit des Einzelnen die Gruppirung in dorsale und ventrale Stämme erkennen, mit denen sie an der Gliedmaße, im Großen für die Strecker und für die Beuger,

vertheilt sind. Zum letzten Male besteht auch bei den Amphibien die Gemeinsamkeit der Geflechte, deren cervicalem Theile sich sogar der Vagus beimischen kann (Fig. 514), und damit endigt ein niederer Zustand, aus welchem der höhere mit einer Trennung des Plexus brachialis vom Plexus cervicalis hervorgeht. Wir haben dann diese auch gesondert zu betrachten.

In der *Plexusbildung* spricht sich die Besonderheit aus, welche an der Gliedmaße, namentlich durch das jeweilige Verhalten der Muskulatur, erworben wurde. Den einfacheren Befunden der Gliedmaßenmuskulatur bei den Fischen entspricht auch eine minder complicirte Armgeflechtbildung, als eine solche schon bei den Amphibien erscheint. Der Wechsel der Combination der Muskeln darf als die Ursache der Mannigfaltigkeit gelten, wie sie schon bei einer Vergleichung zwischen Urodelen (Fig. 513) und Anuren (Fig. 514) bemerkbar ist. Die Bildung größerer Nervenstämme ist bei den im Plexus erscheinenden Veränderungen ein am meisten ins Auge fallendes Ergebnis, welches mit der ganzen Umgestaltung der Gliedmaße im Zusammenhang stehend betrachtet werden muss.

Fig. 514.



Plexus cervico-brachialis von Rana esculenta. *Vg* Vagus. *2, 3, 4* Spinalnerven. *br.li* N. brachialis longus inferior. *br.ls* N. brachialis longus superior. (Nach M. FÜRBRINGER.)

Den Fischen gegenüber bieten die Tetrapoden eine bedeutendere Beständigkeit in der in den Plexus übergehenden Zahl der Nerven. Beobachtet man, wie verschieden schon innerhalb der Selachier (Haie — Rochen) die Anzahl der betheiligten Nerven sich ergab, wie noch mehr mit Hinzunahme der anderen Fische bedeutende Differenzen Platz greifen, so ergiebt sich bei den Tetrapoden eine festere Norm, und die Zahl der betreffenden Nerven *schwankt innerhalb viel engerer Grenzen*. Die der Gliedmaße bei ihrer Genese zukommende Myomerenzahl ist hier maßgebend geworden, womit geringe Reductionen der Zahl als Folge secundärer Veränderungen nicht ausgeschlossen sind.

Plexus cervicalis. Sonderung des *N. hypoglossus*.

§ 225.

Das cervicale Geflecht der *Sauropsiden* lässt die Frage nach den es zusammensetzenden Nerven an die Assimilirung von Wirbeln ans Cranium verknüpft erscheinen, indem hier bis zu drei, untere Wurzeln repräsentirende Nerven als occipito-spinale noch das Cranium durchsetzen. Meist geschieht es wieder durch besondere Öffnungen. Die Nerven verbinden sich in der Regel mit dem ersten Spinalnerven, in Fällen auch mit dem zweiten. Wie bei den Anamnia, werden

von diesen zumeist in einen stärkeren einheitlichen Stamm sich vereinigenden Nerven die aus der hypobranchialen Muskulatur entstandenen Muskeln versorgt.

Bei den *Säugethieren* gehen ebenfalls drei occipito-spinale Nerven nach Durchtritt durch das Cranium in ein Geflecht über, welches aus dem Anschlusse der folgenden Spinalnerven oder von Zweigen derselben einen cervicalen Plexus bildet, in welchem der durch jene drei Nerven gebildete Stamm der dominirende Theil ist. Die Abkömmlinge der hypobranchialen Muskulatur, zu denen auch das Zwerchfell gehört, bilden das Verbreitungsgebiet jener Nerven. Die Dreizahl der occipito-spinalen Nerven ist aber schwankend, in so fern in verschiedenen Abtheilungen nur zwei, wie auch beim Menschen, vorkommen und bei anderen nur ein einziger beobachtet ist (Echidna, Carnivoren, Insectivoren, einige Affen). Der aus diesen Wurzeln gebildete Nervenstamm wird als Hypoglossus bezeichnet und pflegt als *Muskelnerv der Zunge* den Hirnnerven beigezählt zu werden, indem man den Durchtritt durch das Cranium, auch wohl den aus der Medulla oblongata erfolgenden Abgang dabei für maßgebend hält.

Wie bei den Säugethieren, wird der Nerv auch bei Sauropsiden noch als discreter Stamm unterschieden, während bei den Amphibien für eine solche Aufstellung manche Schwierigkeiten bestehen und bei den Fischen noch indifferentere Zustände obwalten. Wenn bei diesen von einem Hypoglossus die Rede ist, so lässt man dabei die Beziehungen zu den späteren Zuständen hervortreten. Man kann *für den Nerv eine Differenzirung* statuiren, *durch welche er aus dem cervicalen Geflecht hervorgeht.* Als Bedingung für diese, auch in voluminöserer Ausbildung sich aussprechende Sonderung muss die Muskulatur der Zunge gelten, die erst von den Amphibien an sich Bedeutung erwirbt. Es sind wesentlich zwei Muskeln, welche hier in Betracht kommen, der Genioglossus und der Hyoglossus, aus denen vorzüglich bei Säugethieren ein großer Reichthum von Muskelbildungen innerhalb der Zunge entsteht. Bei den Amphibien und der Mehrzahl der Sauropsiden hat die Binnenmuskulatur der Zunge eine geringe Bedeutung, und erst bei den Säugern kommt sie unter neuen Leistungen der Zunge zu jener Entfaltung, was auch am zugehörigen Nervus hypoglossus sich ausspricht. Wie die Zungenmuskulatur als hypobranchiale aus der Stammmuskulatur entstand (S. 651), so hat auch der Hypoglossus in Spinalnerven seine Vorläufer, und wenn sie auch zu Occipitospinalnerven geworden sind und, vom verlängerten Mark ausgehend, das Cranium zum Austritte durchsetzen, so ist damit gegen den ursprünglichen Befund zwar eine bedeutsame Veränderung ausgedrückt, allein es bleibt doch gerade in der Abstammung ein wichtiger Charakter ausgesprochen, welcher zur Unterscheidung von allen Gehirnnerven genügen kann.

In der Zusammenfassung dieser Thatsachen *ergiebt sich für den als Hypoglossus bezeichneten Nerven eine successive Sonderung, welche erst bei den Säugethieren beendet wird. Erst hier erweist sich der im Cervicalgeflecht ausgebildete, unter jenem Namen bekannte Nervenstamm in seiner Mächtigkeit,* anderen, nur im Plexus sich auflösenden Nerven gegenüber, welche entweder schwächer oder höchstens ebenso stark sind, als der als Hypoglossus angesprochene Nerv.

Als den die Ausbildung und damit auch die Sonderung bedingenden Factor haben wir oben die Zungenmuskulatur bezeichnet. Es muss aber hier beachtet werden, dass bei den Säugern die Zunge in ganz anderer Weise muskulös entfaltet ist, als bei Sauropsiden oder Amphibien, und dass erst hier der Nerv selbständig sich darstellt. Das ist der aus der erst bei der Zunge zu erörternden besonderen Arbeit des Organs entsprungene Erwerb, welcher in dieser Art in keiner anderen Abtheilung wiederkehrt.

Wenn wir auch die Ausbildung des N. hypoglossus von jener der Zungenmuskulatur abhängig ansehen, so sind in seinen Bahnen doch auch zu anderen Muskeln führende Nervenwege aufgenommen, die dann als Verzweigungen des Stammes sich darstellen. Dass die Innervation der Syrinxmuskulatur der *Vögel* dem Hypoglossuscomplex zufällt, sei hier erwähnt.

Wie die Anzahl der Wurzeln wechselt (1—3), so bietet auch die Art des Durchtrittes durch den Schädel große Mannigfaltigkeit, wobei das Isolirtsein der Wurzeln auf diesem Wege als Regel gelten kann. Der Abgang von der Medulla erstreckt sich in der Regel bei Cheloniern und Vögeln am weitesten caudalwärts, weniger bei Lacertiliern und am wenigsten bei Crocodilen; weiter in dieser Richtung pflegt der Accessorius herabzureichen. Ein *Vorwärtsrücken* des Wurzelaustrittes macht sich auch bei *Säugethieren* bemerkbar in der Vergleichung der niederen mit den höheren Formen, und es ist sogar ontogenetisch wahrnehmbar. Auch für einen successiven Anschluss des 3. Cervicalnerven ergeben sich bei Säugethieren manche wichtige Thatsachen.

Der Stamm des Hypoglossus erscheint auch bei den Säugethieren in der gleichen Richtung, in welcher die noch gänzlich indifferenten Verhältnisse bei den Anamnia sich darstellten. Man darf sich dadurch von der schärferen Unterscheidung nicht abhalten lassen. Jene Nervenbahnen, die auch als Hypoglossus bezeichnet zu werden pflegen, sind desshalb noch kein Hypoglossus, weil dessen Bahn auch in jener anderen mit enthalten ist. Auch M. Fürbringer hat diese Auffassung ausgedrückt.

Der *Spinalnerventypus des Hypoglossus* erhält sich bei den artiodactylen Säugern am vollständigsten, indem eine hintere Wurzel nicht nur fast allgemein vorkommt, sondern auch vereinzelt jedes der beiden, den Hypoglossus constituirenden Nervenpaare mit einer dorsalen, ein Ganglion besitzenden Wurzel ausgestattet sein kann (Ovis). Dagegen ward die dorsale Wurzel bei Capra vermisst. Bei Einhufern kommt nur ausnahmsweise eine dorsale Wurzel vor. Fast allgemein besteht eine dorsale Wurzel bei Carnivoren, aber in verschiedenen Stadien der Reduction. Bei den übrigen Säugethieren ist sie in der Regel gänzlich verschwunden. Die Reduction der dorsalen Hypoglossuswurzel steht im Zusammenhang mit der gleichen Erscheinung an der dorsalen Wurzel des 1. Cervicalnerven. Diese ist beim Bestehen der ersteren nicht in vollständiger Ausbildung und zeigt beim Fehlen jener Wurzel verschiedengradige Reductionen, die zu einem gänzlichen Ausfall führen können. Aber diese Erscheinung ist keineswegs allgemein. L. Froriep u. W. Beck, Über d. Vork. dorsaler Hypogl.-Wurzeln b. Säugeth. Anat. Anz. Bd. X. 1895.

Von der überaus zahlreichen, hier einschlägigen Literatur sei nur das für einen großen Theil des peripheren Nervensystems das Hauptwerk darstellende Fürbringer'sche Werk angeführt: Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie (in Festschr. f. Gegenbaur. Bd. III). Auch die Literatur ist da sehr vollständig aufgeführt. Darauf sei ebenfalls verwiesen.

Über Amia s. M. Sagemehl, Beitr. z. vergl. Anatomie der Fische. Morph. Jahrb. Bd. IX. S. 193. L. Froriep, Über die Anlagen von Sinnesorganen etc. Arch. f. Anat. u.

Phys. 1885. A. OSTROUMOFF, Über die Froriep'schen Ganglien bei Selachiern. Zool. Anz. Bd. XII.

Plexus brachialis und lumbo-sacralis.

§ 226.

Nachdem noch die Amphibien einen einheitlichen Plexus cervico-brachialis besaßen, ist bei den *Sauropsiden* und Säugethieren die Scheidung durchgeführt, und wir begegnen einem bei den ersteren allmählich caudalwärts rückenden *Plexus brachialis.*

A. Wir können daher mit diesem die Darstellung wieder aufnehmen.

Bei den *Reptilien* stellen sich jene mit Defect der Vordergliedmaße sowohl durch die geringe Zahl der betheiligten Nerven (2—3), als auch durch deren niedere Ordnungszahl an den Anfang, und lassen die Frage entstehen, ob beiderlei Befunde nicht auch zu den Resultaten der erwähnten Rückbildung gehören, so dass also der Ausgang nicht eigentlich mit Amphisbänen, Schlangen u. a. anhebt. In dem Bestehen eines Brachialgeflechtes bei den Schlangen ist ein wichtiges Zeugnis für eine einstmalige Vorderextremität erhalten geblieben, wenn auch in den beiden vorberegten Punkten bereits eine Reduction zu sehen ist. Auch bei den Amphisbänen ist sie am Plexus brachialis vorhanden, aber sie geht nicht so weit als bei den Schlangen, indem noch drei Nerven theilnehmen, und durch vier Nerven wird bei anderen Lacertiliern mit verkümmerten Gliedmaßen (Seps) eine noch weniger weit gehende Rückbildung demonstrirt. Vom 5. oder 6.—9. oder 10. Nerven besteht der häufigste Aufbau des Brachialgeflechtes (Lacertilier, Chelonier), welches bei Crocodilen noch einen Zuwachs empfängt und damit von den Befunden der Vögel nicht so sehr weit entfernt ist.

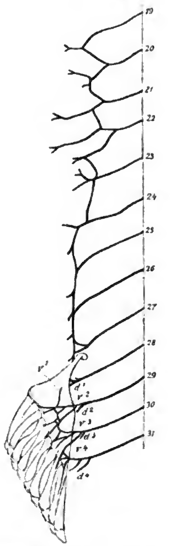
Während die Anzahl der Nerven sich ziemlich gleich bleibt (5) und darin auch noch mit manchen Reptilien übereinkommt, wird in der Ordnungszahl der betreffenden Nerven eine bedeutende Differenz getroffen, welche einer ansehnlichen Verschiebung der Gliedmaße caudalwärts entspricht. Die genaue Prüfung des Plexus brachialis der Vögel ließ diese Verschiebung sogar innerhalb einzelner Arten erkennen, wenn auch in minderem Grade, als die Vergleichung größerer Abtheilungen sie lehrt (FÜRBRINGER). Die schon bei Amphibien bemerkte Bildung von zwei Hauptstämmen wird auch bei Reptilien nicht vermisst und kommt ebenso den Vögeln zu.

Für die *Säugethiere* gelten bezüglich der Lage des Plexus zur Wirbelsäule stabilere Verhältnisse. Die vier letzten Cervicalnerven mit dem 1. Thoracalnerven — also der 5.—9. Spinalnerv — setzen den Plexus brachialis zusammen, zu welchem auch noch ein Theil des 4. Cervicalnerven tritt. Aus fast allen combiniren sich 2 Stämme, die als dorsaler und ventraler (*Strecknerv* und *Beugenerv*) schon bei Amphibien auftreten, allein neue Combinationen lassen in der Regel nur den dorsalen bestehen, und der ventrale ist schon von Anfang an in zwei gelöst, die mit ihrer Hauptmasse den *N. medianus* und *N. ulnaris* hervorgehen lassen. Der dorsale, hinterwärts von diesen befindliche stellt den *N. radialis* vor. An manchen

Modificationen des Plexus fehlt es auch hier nicht. Die auffälligste besteht bei den Faulthieren und steht im Zusammenhange mit Veränderungen der Wirbel der Halsregion. Bald ist der 4.—10. Spinalnerv zur Plexusbildung verwendet (Bradypus), bald trifft dieses den 6.—12. (Choloepus). Es findet sich also hier eine ähnliche Verschiebung, wie sie bei den Vögeln bestand, wenn sie auch nicht von dorther abzuleiten ist (SOLGER, Morph. Jahrb. Bd. I).

B. Ein *zweites Geflecht* entspricht der hinteren Gliedmaße und gestaltet sich gleichfalls aus einfacheren Zuständen. Wir scheiden auch hier wieder jene Nerven, die zur freien Flosse treten, von den nur für die Beckenregion und die proximale Muskulatur bestimmten. Alle Nerven kommen aus jener Körperregion, welcher die Gliedmaße zugetheilt ist. Die Anzahl der Spinalnerven wechselt schon bei den Selachiern. Sie zeigt sich auch hier im Connex mit der Myomerenzahl bei der Muskularisirung der Flosse, und jeder Spinalnerv nimmt, indem er sich spaltet, an der Versorgung der dorsalen wie der ventralen Flossenfläche Antheil. Die einzelnen Nerven stehen aber auf jeder Fläche unter einander in Verbindung, so dass aus ihnen ein wiederum sich verzweigender Längsstamm entsteht (v. DAVIDOFF), ein von der späteren Plexusbildung schon durch die Wiederholung auf beiden Flossenflächen sehr verschiedener Zustand. Auch bei Lepidosteus bestehen quere Verbindungen der zur Bauchflosse gelangenden Nerven, welche letzteren zu 10 erkannt sind. Die vordersten davon gehen aber nur zum Theil in die Flosse, und der freie Abschnitt erhält nur die letzten. Ein ähnliches Verhalten bieten auch die Störe und Polypterus; den Teleostei scheinen einfachere Verhältnisse zuzukommen, es ist aber auch eine geringere Nervenzahl an der Innervation der Bauchflosse betheiligt. Hat diese ihre Lage weiter nach vorn, wie bei den sogenannten Jugulares und Thoracici, so sind es die entsprechenden Spinalnerven, welche zu ihr gelangen.

Fig. 515.



Nervus collector von Acipenser sturio, mit dem Skelet der Bauchflosse. *19—31* Wirbelzahl. v^1—v^4 ventrale, d^1—d^4 dorsale Zweige an die Gliedmaße. (Nach v. DAVIDOFF.)

Bei der Innervation der Bauchflosse ist von großer Bedeutung, dass in den niederen Abtheilungen der Fische der *vorderste, jenem Gebiet zugetheilte Nerv mit einem Längsnervenstamme in Verbindung steht, in welchem sich eine Anzahl der vorhergehenden Spinalnerven vereinigen* (v. DAVIDOFF). Auch durch BRAUS ward Ähnliches nachgewiesen (vergl. Fig. 510). Dieser *Nervus collector* giebt, bevor er zur Flosse gelangt, metamere Zweige in die Fortsetzung der einzelnen Spinalnerven ab, die in ihn eingingen. Er ist von verschiedener

Länge und spricht dafür, dass die Bauchflosse einen Weg von vorn nach hinten zurückgelegt hat, auf welchem sie nach und nach in die Gebiete immer weiter zurückliegender Spinalnerven, d. h. Rumpfmetameren, gelangte, aus denen sie jeweils ihre Muskulatur bezog. Diese Wanderung der Gliedmaße erscheint als ein ähnlicher Vorgang wie jener, welcher die vordere Gliedmaße betraf.

Der Sammelnerv hat bei *Selachiern* seine größte Länge. Er erstreckt sich bei Acanthias vom 31. Spinalnerven bis zum 39., bei Galeus vom 32.—34. Die jüngere Form zeigt ihn in minderer Ausbildung. Bei den *Stören* geht er vom 22. bis zum 27., aber die vorhergehenden Nerven (vom 19. an) zeigen noch Verbindungen in mehr irregulärer Weise, die in den Sammelnerv übergehen (Fig. 515). Bei *Chimaera* bilden die vordersten, zur Bauchflosse verlaufenden Nerven einen bogenförmig caudalwärts gerichteten Verlauf und drücken in dieser Richtung den Weg der Flosse aus. *Ceratodus* besitzt gleichfalls den Collector und 5 zur Flosse tretende Nerven, die vor dem Austritt an dieselbe ein Geflecht bilden. Da die Entstehung eines Nervus collector nur von Veränderungen im peripheren Gebiete abgeleitet werden kann und nicht aus einer spontanen Verbindung von Nerven, so kann hier nur eine Lageveränderung peripherer Theile, d. h. hier die Gliedmaße, in Frage kommen. Dass der N. collector sich nicht allgemein erhalten hat, ist kein Beweis gegen seine Bedeutung. Wir erkennen schon in seiner differenten Zusammensetzung seine stufenweise Auflösung und die Wiederherstellung der gewöhnlichen Spinalnervenbahn. Dass die Rochen für ihre Bauchflosse keinen N. collector besitzen im Gegensatz zu den Haien, erklärt sich aus der colossalen Ausbildung der Brustflosse, durch welche die vor der Bauchflosse befindlichen Rumpfmetameren für die erstere in Anspruch genommen sind. Die Brust- und Kehlflossen unter den Teleostei lassen einen von hinten nach vorn ziehenden Sammelnerv erwarten, denn ihre Bauchflosse muss diesen Weg genommen haben, wenn die abdominale Lage derselben den ursprünglichen Zustand repräsentirt. Dem *Fehlen* jenes Nerven aber kann ebenso wenig Gewicht beigemessen werden, als dem Mangel eines vorderen Collectors bei Bauchflossern. Es ist auch hier die Phylogenese nur mangelhaft erhalten, was jenen noch als Zeugnisse der Vergangenheit erscheinenden Befunden eine um so höhere Würdigung bringen muss.

In Vergleichung mit den Fischen ergiebt sich für die pentadactylen Vertebraten bei den der Hintergliedmaße zugetheilten Nerven im Beginn eine mindere Zahl. Drei bis vier sind es bei den *Amphibien*. Die letztere Zahl dürfte die Regel bilden. Die Nerven ordnen sich nach dem das Sacrum repräsentirenden Wirbel und sind somit theils *prä-*, theils *postsacrale*. Das von ihnen gebildete Geflecht ist ein Plexus sacralis, der aber durch seine präsacralen Nerven einen *Plexus lumbo-sacralis* andeutet. Wo das Geflecht in einer größeren Anzahl von Individuen einer und derselben Art zur Prüfung gelangte, ergab sich mit dem Schwanken des Sacralwirbels auch ein entsprechender Wechsel in der Lage des Geflechts (v. DAVIDOFF, ADOLPHI), und zudem begegnete man noch in der Art der Geflechtbildung mannigfachen Variationen. Man hat es daher hier mit keinen stabil gewordenen Verhältnissen zu thun. Der an der Wirbelsäule vom Becken gewonnene Anschluss beschränkt die Äste des Plexus auf Nerven, die sämmtlich der freien Gliedmaße angehören, und darin liegt eine wesentliche Verschiedenheit vom Plexus brachialis. In den das Geflecht verlassenden Nerven waltet eine gewisse Übereinstimmung. Mit minder wichtigen Ästen treten drei zur freien Gliedmaße, die von Bedeutung

sind. Ein *N. obturatorius* und ein *N. femoralis* verlassen den proximalen Abschnitt des Plexus, dessen distaler als stärksten Nerven den *Ischiadicus* entsendet. Der durch ein Loch des ventralen Beckentheils tretende Obturatorius gehört somit einem ventralen Theil des Plexus an.

Der stärkste Nerv ist der *Ischiadicus*, welcher aus dem postsacralen Abschnitt des Plexus hervorgeht, den stärksten Nerven des Geflechts in sich aufnehmend. Er giebt aber alsbald einen dorsal gerichteten Zweig an die Gliedmaße ab, während der Hauptstamm im ventralen Gebiet der letzteren verläuft. Somit besteht an ihm eine Vertheilung an Streck- und Beugeseite der Gliedmaße. Der ersterer zugetheilte repräsentirt einen Peroneus, jener der letzten zukommende einen Tibialis, beide zum Ende der Gliedmaße verlaufend. In Anpassung an die bedeutende Modification der Wirbelsäule und des Beckens zeigen die Anuren auch Veränderungen in der Plexusbildung, welche weit distalwärts gerückt ist. Die zum Geflecht verlaufenden Nerven legen daher einen längeren Weg zurück. In Vergleichung mit dem Verhalten des Plexus brachialis ergiebt sich eine andere Disposition. Ein Hauptnervenstamm theilt sich dort in einen Streck- und Beugenerven der Gliedmaße, indess hier ein ebenfalls sich theilender Hauptstamm nur distal jenen beiden Nerven entspricht. Proximal geschieht eine Ergänzung durch andere Nerven, indem der Obturatorius der flexorischen Abtheilung, der Femoralis der extensorischen zufällt. Diese andere Art der Nervensonderung steht mit der Verschiedenheit der Function der Hintergliedmaße in Verbindung.

Bei den *Sauropsiden* ist die Zahl der die Geflechtbildung darstellenden Nerven gewachsen. Der lumbale Abschnitt nimmt bei Lacertiliern 2—3 Nerven auf, deren letzter gewöhnlich mit dem sacralen sich verbindet, in welchen bald nur ein postsacraler, bald deren 2—3 Nerven übergehen, davon die Hauptmasse mit lumbalen Bestandtheilen den N. ischiadicus bildet (Plexus ischiadicus). Auch bei den Schildkröten erscheinen die Nerven in verschiedener Zahl, indem 6 vollständige Nerven den *Plexus lumbo-sacralis* zusammensetzen und in den Ischiadicus noch ein Theil eines siebenten übergeht, während die Crocodile mehr an die Lacertilier sich anreihen. In ähnlicher Art verhalten sich auch die Vögel. Bei allen Sauropsiden bilden die Sacralwirbel — bei den Vögeln die von mir als primäre Sacralwirbel nachgewiesenen Abschnitte des complicirteren Sacrums — einen Mittelpunkt für das Geflecht, aber wieder nicht in festen Normen, wie ja bald mehr, bald weniger präsacrale Nerven betheiligt sind. In welcher Art der den Amphibien gegenüber aufgetretene Zuwachs des Plexus erfolgte, ist nicht sicher bestimmbar, denn man kann daran denken, dass bei den Amphibien auch hier ein Reductionszustand besteht, wie er in anderen Organsystemen nachweisbar ist. Andererseits aber ist schon innerhalb der Reptilien eine Vermehrung der Plexuswurzeln in verschiedenen Stufen vorhanden, so dass die Ererbung einer Minderzahl jener Wurzeln für den Reptilienstamm wahrscheinlich wird. Dass für den Zuwachs die im Verhalten des Plexus zur Wirbelsäule aus der Vergleichung ersichtliche Verschiebung eine Rolle spielt, darf vorerst angenommen werden.

Der Plexus der *Säugethiere* umfasst wiederum Nerven verschiedener Zahl,

und zwar ist diese schon bei Monotremen eine höhere (7 bei Echidna), während sie bei anderen sogar auf 5 sinkt. Auch die Zusammensetzung der aus dem Plexus hervorgehenden bietet ebenso Verschiedenheiten, wie das Verhalten der Nerven zum Sacrum und zugleich zur Zahl der Wirbel. Letzteres steht im Connex mit der Variation der präsacralen Wirbel, die beim Skelet Berücksichtigung fand (S. 262). Wir sehen bei allen *Amnioten* das einzig Beständige im Plexus lumbo-sacralis in den aus ihm entstehenden Nerven, indem der lumbale Abschnitt des Geflechts den Femoralis und den Obturatorius, der sacrale den Ischiadicus hervorgehen lässt, jeder Nerv aus Schlingenbildung mehrerer Plexuswurzeln zusammengesetzt. Die Gebilde dieser Nerven bleiben nur im Allgemeinen dieselben wie bei den Amphibien. Sie erfahren vorzüglich mit Veränderungen der Muskulatur Umgestaltungen, so streckt sich der Femoralis bei Ornithorhynchus noch in die Streckregion des Unterschenkels (G. RUGE), während er bei den übrigen Säugethieren auf den Oberschenkel beschränkt bleibt.

Im Anschluss an den Plexus lumbo-sacralis kommt noch eine kleine Geflechtbildung zu Stande, die einen in unteren Abtheilungen (Amphibien) die Cloake und ihre Muskulatur versorgenden Nerven zum Beginn hat, durch Anschluss benachbarter Nerven entsteht daraus der *Plexus pudendalis.*

Die Verschiebung dieses Plexus posterior bildet eine Theilerscheinung des in der Lageveränderung der Hintergliedmaße sich äußernden Vorgangs. Sie deckt sich aber nicht vollständig mit der Verschiebung des Beckens, da die gleichen aus dem Plexus entstehenden Nerven in der Beziehung ihrer Wurzeln zum Becken recht verschiedenes Verhalten darbieten. Die Verschiebung ist im Allgemeinen *von hinten nach vorn* gerichtet, während bei Fischen die *erste* Wanderung der Gliedmaße in umgekehrter Richtung stattfand.

Die Verschiebung beeinflusst sowohl die proximal als distal vom Geflecht befindlichen Spinalnerven. Bei der Verschiebung nach vorn treten distal Nerven aus dem Geflecht, während proximal ihm neue gewonnen werden. Die Untersuchung dieser Erscheinung innerhalb engerer Abtheilungen, wie es für Säugethiere von G. RUGE durchgeführt wurde, liefert deutliche Bilder für diese Veränderungen.

Die Veränderungen geben sich theils bei der Vergleichung der Individuen kund, theils machen sie sich am Individuum geltend, indem beide Antimeren sich verschieden verhalten. Die eine Körperhälfte kann sich conservativ, die andere progressiv darstellen. So tritt der am Körper eingreifende Bewegungsvorgang in mannigfaltiger Weise hervor.

Siehe darüber G. RUGE, Der Verkürzungsprocess am Rumpfe der Halbaffen. Morph. Jahrb. Bd. XVIII. — Zeugnisse für die metamere Verkürzung des Rumpfes bei Säugethieren. Morph. Jahrb. Bd. XIX. — Verschiebungen in den Endgebieten der Nerven des Plexus lumbalis der Primaten. Morph. Jahrb. Bd. XX.

Für den Plexus brachialis siehe besonders M. FÜRBRINGER's bei dem Muskelsystem citirte Arbeiten. Ferner: M. FÜRBRINGER, Zur Lehre von den Umbildungen des Nervenplexus. Morph. Jahrb. Bd. V. ALBERTINA CARLSSON, Unters. über Gliedmaßenreste bei Schlangen. Bihang till K. Svenska Vet. Acad. Handlingar. Bd. II. 1886. ST. GEORGE MIVART and R. CLARKE, On the sacral plexus and sacral vertebrae of Lizards and other Vertebrata. Transact. Linn. Society. Ser. II. Zool. Vol. I. M. v. DAVIDOFF, Beiträge zur vergl. Anat. der hint. Gliedmaße. Citirt beim Muskel-

system. Derselbe, Über die Varietäten des Plexus lumbo-sacralis von Salamandra maculosa. Morph. Jahrb. Bd. IX. H. STANNIUS, Das peripherische Nervensystem der Fische. Rostock 1849. H. v. IHERING, Das peripherische Nervensyst. d. Wirbelthiere. 1873. L. BOLK, Beziehungen zwischen Skelet, Muskulatur und Nerven der Extremit. Morph. Jahrb. Bd. XXI. H. ADOLPHI, Über Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsäule anurer Amphibien. I—III. Morph. Jahrb. Bd. XIX u. XXV. G. B. HOWES, Notes on variation and Development of the Vertebral and Limb Skeleton of the Amphibia. Proc. Zool. Soc. London. 1893. F. C. WAITE, Variations in the Brachial and Lumbo-sacral Plexi (sic!) of Necturus maculosus. Ref. Bull. of the Museum of comp. Zoology. Vol. XXXI. No. 4.

Eingeweidenerven.

Sympathisches Nervensystem.

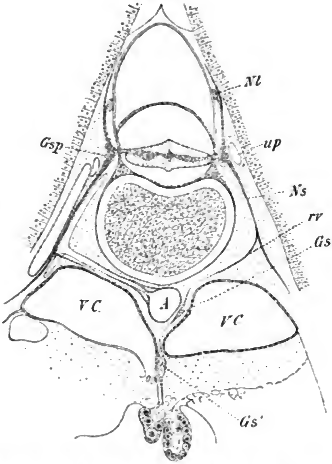
§ 227.

Dieser Abschnitt des peripheren Nervensystems hat seine Verbreitung in den Eingeweiden und pflegt in einem gewissen Gegensatz zum »Spinalnervensystem« betrachtet zu werden. Sein Verhalten bei *Cyclostomen* (Ammocoetes) zeigt *von den Spinalnerven abgehende* Zweige, welche zu ziemlich regelmäßig angeordneten kleinen Ganglien gelangen, die zu beiden Seiten der Aorta sich finden (Fig. 516 *Gs*). Sowohl die dorsalen als die ventralen Spinalnerven sind an der Verbindung mit diesen Nerven betheiligt (JULIN). Andere Ganglien besitzen eine tiefere Lage, dem Darm mehr genähert (*Gs'*). Längsverbindungen der Ganglien unter sich sind nicht beobachtet worden, dagegen senden jene Ganglien Nervenzweige zu den Eingeweiden, wo wiederum unter sich verbundene Ganglien vorkommen. *Es besteht somit hier ein Geflecht*, und wie am Darm sind auch für das Herz sowohl am Ventrikel als auch am Vorhofe solche Verhältnisse beobachtet. Sie kommen auch dem Excretionsapparat und den Ovarien zu. Ob am Darm eine Verbindung mit den Rami intestinales vagi besteht ist unsicher. In der ganzen Einrichtung giebt sich ein Abschnitt des gesammten Nervensystems zu erkennen, der nur in der Örtlichkeit seiner Vertheilung vom Nervensystem der Körperwand verschieden ist. Es sind dieselben Formelemente, welche dieses Eingeweidenervensystem constituiren und dieselben metameren Bahnen, auf welchen die Spinalnerven zu ihm gelangen. Die reiche Vertheilung von Ganglienzellen bildet den einzigen Differenzpunkt.

Bei den *Gnathostomen* wird die Gleichartigkeit mit dem übrigen Spinalnervensystem durch die gewebliche Beschaffenheit der Nerven gestört. Die Nerven der Körperwand haben ihre Fasern zu markhaltigen ausgebildet, während jene an den Eingeweiden marklos bleiben, auf derselben Stufe verharrend, auf welcher das gesammte peripherische Nervensystem der Cyclostomen steht. Nur die Rami intestinales der Spinalnerven führen noch markhaltige (weiße) Elemente in größerer Menge, sonst kommen sie nur noch vereinzelt vor. Jene Rami treten gleichfalls zu Ganglien, die sich hier in der Nähe der Wirbelsäule halten, allein zwischen diesen machen sich jederseits Längsverbindungen geltend, die in dieser Art noch nicht bei Cyclostomen vorhanden waren.

Die *Selachier* bieten noch mancherlei an jene Befunde sich anschließende Verhältnisse. Rami viscerales der ersten Spinalnerven bilden ein Geflecht, welches bei Haien mit mehreren kleinen auch ein größeres Ganglion führt und sich in der Umgebung der Vena cardinalis verbreitet. Auch Äste des Ramus intestinalis nervi vagi und des Pl. cervico-brachialis nehmen an diesem *Pl. postbranchialis* Antheil. Der den Rochen fehlende Plexus steht in Verbindung mit einem großen Ganglion, in welchem eine Anzahl der spinalen Rami viscerales sich vereinigen und von welchem aus mehrfache Nervenstränge einen die Arteria coeliaca umgebenden, auch Vaguszweige aufnehmenden Plexus bilden, der mit der Arteria zu den Eingeweiden sich verzweigt. Im ferneren Verfolge wird von den Rami viscerales die Geflechtbildung fortgesetzt; und kleine Ganglien sind darin zerstreut, zum Theil durch feine Längsstämmchen unter einander in Verbindung. So erstreckt sich die Geflechtbildung in der Ausdehnung des Cöloms, am distalen Abschnitt schwach entfaltet und nur mit einzelnen Ganglien versehen. Rami viscerales stehen zwar auch hier in streckenweiser Längsverbindung, aber sie sind auch mit den anderseitigen im Zusammenhang, und die periphere Verzweigung behält mehr einen metameren Charakter. Das Gebiet der Verbreitung, wie es schon bei Selachiern sich darstellt, sind außer dem Darmsystem die Organe des Kreislaufs, sowie das Urogenitalsystem, also der gesammte Inhalt des Cöloms.

Fig. 516.



Spinalnerv und N. sympathicus von Ammocoetes. *A* Aorta. *VC* Vena cardinalis. *Gs'*, *Gs* sympathisches Ganglion. *Gsp* Ganglion spinale. *Nl* Nervus lateralis. *Ns* Spinalnerv. *rv* ventraler Ast. *up* Parietalnerv. (Nach C. Julin.)

Mit den Nervenbahnen des Sympathicus stehen eigenartige Körper im Zusammenhang, welche theils in der Umgebung der Ganglien, theils auch der bloßen Verzweigungen vorkommen, die *Suprarenalkörper*. Ihre Verbindung zu Ganglien ist nur partiell und feine Nervenfäden können diese Körper auch unter einander in Längsverbindung setzen. Wir werden aber erst bei den Nieren, mit denen gewisse genetische Beziehungen bestehen, von diesen Körpern ausführlicher handeln.

Bei den *Teleostei* erscheint statt des Geflechts zu den Seiten der Wirbelsäule

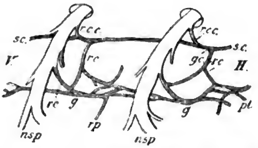
ein die Rami viscerales verbindender Längsstamm, der *Grenzstrang*, welchem die einzelnen Ganglien einlagern, Ganglien des Grenzstrangs. Von diesen, aber auch vom Strang selbst, geht die peripherische Verzweigung aus, in welcher selbst wieder Ganglien vorkommen. Während bei den Selachiern ein Kopftheil des sympathischen Nervensystems vermisst ward, ist er bei Teleostei erkannt, bis zum Trigeminus reichend. Hier beginnt der Grenzstrang mit einem Ganglion, welches auch zum Ganglion ciliare einen Zweig sendet. Fernere Ganglien sollen dem Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, sowie dem Hypoglossus entsprechen, unterhalb welcher sie ihre Lage haben. Von diesem letzten oder von ihm und dem ersten mit jenem verschmolzenen Rumpfganglion gehen die Wurzeln eines Ganglion splanchnicum (G. coeliacum) aus, von dem ein Geflecht, den Arterien folgend, sich zu den Eingeweiden vertheilt. *Die beiderseitigen Grenzstränge setzen sich aus dem Rumpf in den Caudalcanal fort* und verhalten sich hier getrennt, selbst wenn sie (wie bei den Apodes unter den Physostomen) im Rumpf durch Verschmelzung einen einheitlichen Grenzstrang bildeten. Dieses bei Selachiern noch nicht vorhandene Verhalten in der Caudalregion entspricht dem am Gesammtkörper vollzogenen Vorgang der Verkürzung des Rumpfes, durch Übergang von Rumpfwirbeln in Schwanzwirbel, wovon das Skelet der Teleostei noch Zeugnis giebt (vergl. S. 239).

Auch die urodelen *Amphibien* besitzen die Fortsetzung des Grenzstranges in den Caudalcanal, der Grenzstrang selbst bietet jedoch noch manchmal ein geflechtartiges Verhalten (bei Perennibranchiaten), während er sowohl durch regelmäßigere Anordnung der Ganglien sowie deren Längscommissuren (bei Salamandrinen und Urodelen), auf einer höheren Stufe erscheint. Auch im Verhalten des Kopftheiles des Sympathicus bestehen Verschiedenheiten, indem der Grenzstrang bei Salamandrinen erst am Ganglion des Vagus beginnt, während bei anderen mehr oder minder bedeutende Fortsetzungen des Grenzstranges, bis zum Facialis, angegeben werden. Bei den *Sauropsiden* ist ein Kopftheil des Sympathicus in allgemeiner Verbreitung, wie auch bei den *Säugethieren*. Seine Bahnen nehmen theilweise durch Knochen ihren Weg. Ein sympathische Ganglien verbindender Grenzstrang wird aber erst vom Halse an deutlich; ob er sich wie bei Amphibien in den Caudalcanal fortsetzt, wo ein solcher besteht, bleibt ungewiss. Er ist aber wenigstens für die Reptilien sehr wahrscheinlich, denn ich sah hier zwei sympathische Längsstämme neben den Caudalgefäßen (Lacerta).

Die enge Beziehung des Sympathicus zu Blutgefäßen (Arterien) giebt sich nicht bloß durch die diesen folgenden Geflechte zu erkennen, sondern führt auch zu einer bei *Amphibien* beginnenden besonderen Einrichtung. Bei dem Bestehen eines von den Rippen umschlossenen und eine collaterale Arteria vertebralis enthaltenden Canals giebt jeder Spinalnerv gleich bei seinem Austritt einen Zweig in diesen, während ein zweiter Ramus visceralis erst in einiger Entfernung davon an den Grenzstrang abgegeben wird (Fig. 517 *g*), wo er sich in der Regel zumeist einem Ganglion verbindet. Der erstgenannte Spinalnervenzweig bildet mit anderen gleichfalls einen Längsstamm, welcher mit Ganglien versehen in jenem Canal seinen Weg nimmt (*sc*) und damit einen *collateralen Grenzstrang* (ANDERSON) repräsentirt

(*sc*). Er steht durch Rami communicantes mit dem ursprünglichen Grenzstrang im Zusammenhange, und man kann sagen, dass zwischen beiden ein Geflecht entfaltet sei. Dieses hier fast in der Länge des Rumpfes bestehende Verhalten kommt auch theilweise noch bei Sauropsiden vor. Bei *Crocodilen* und *Vögeln* theilt sich der Grenzstrang am Beginn des Halses in einen an der Ventralseite der Wirbelsäule verlaufenden Strang und einen zweiten, der in den wiederum von Rippen (Halsrippen) gebildeten Canal verläuft (Ramus profundus). Quere Verbindungen setzen beide Stränge unter einander in Zusammenhang. Am Bauchtheile verlässt der collaterale Strang den Canal, in welchem er verlief, und vereinigt sich mit dem Hauptstrange. Besteht auch die Differenz vom Amphibienbefunde, dass der collaterale Strang bei Sauropsiden nur eine kürzere Strecke selbständig ist, während ihm vom Spinalnerven direct selbständige Zweige zugehen, in der Hauptsache ist somit eine so große Ähnlichkeit geboten, dass man eine Zusammengehörigkeit dieser Einrichtungen annehmen darf, für welche die directen Übergänge uns fehlen.

Fig. 517.



N. sympathicus von Menobranchus laterales. *nsp* Spinalnerven. *g* Grenzstrang. *pl* Geflecht. *rc* Ramus communicans. *s.c* collateraler Grenzstrang. *r.c.c* Ramus communicans collateralis. *V* vorn. *H* hinten. *gc* Ganglien. *rp* peripherer Ast. (Nach ANDERSON.)

Den Säugethieren fehlt diese Einrichtung, aber sie ist durch den die Arterie begleitenden Plexus vertebralis vertreten, welcher mit dem Amphibienbefunde verglichen werden könnte, wenn directe Verbindungen mit Spinalnerven beständen.

In einer anderen Art drückt sich die Beziehung zu Arterien in der streckenweisen Verschmelzung beider Grenzstränge zu einem unpaaren Abschnitt aus. Sie ist geknüpft an das Bestehen einer unpaaren Carotis primaria, wie sie wiederum bei den Crocodilen und bei Vögeln vorhanden ist.

In der peripherischen Vertheilung der sympathischen Nerven sind als bestimmte Stränge die *Nn. splanchnici* die ansehnlichsten. Wie sie schon bei Fischen weit vorn abtreten vom ersten Ganglion, so nehmen sie auch bei Amphibien ihren Ausgang vom vorderen Grenzstrangtheile, aber auch distal gehen solche noch ab. Ähnlich verhalten sich die Reptilien, aber bei den Schildkröten beginnt erst im thoracalen Abschnitt ein die Art. coeliaca umgebendes und mit ihr sich vertheilendes Geflecht von Eingeweidenerven, und zwar vom mittleren Theile des thoracalen Grenzstranges aus, während von den ersten Thoracalganglien ein Geflecht zu Herz und Lungen sich begiebt, das in den Plexus coeliacus sich fortsetzt. Die Verschiebung des Abganges der eigentlich splanchnischen Nerven nach hinten, wie sie mit der Ausdehnung des Vorderdarmes in caudaler Richtung verknüpft erscheint, besteht auch bei den Vögeln und Säugethieren. Allgemein tritt der N. vagus mit diesen dem Darm folgenden Geflechten in Verbindung und kann sogar mit einem Ramus intestinalis ein Übergewicht gewinnen

wie bei den Schlangen, deren Sympathicus am Rumpftheile nur sehr schwach entwickelt ist.

Wenn auch das peripherische Gebiet des Eingeweidenervensystems bei allen Umgestaltungen jener Organe im Wesentlichen das gleiche bleibt, so findet doch an den Bahnen der Nerven eine progressive Veränderung statt, indem Plexusse sich ausbilden. Am frühesten scheinen sie, wenn auch nur mikroskopischer Art, an den Organen selbst zu entstehen. Die zu diesen verlaufenden Nerven erhalten sich bei den Anamnia auf längeren Strecken discret als bei den Amnioten. Die Plexusbahn, die zwar schon bei Fischen nicht fehlt, gewinnt hier viel bedeutendere Ausbildung, und damit werden auch Ganglien reichlicher angetroffen.

Am *Kopftheile* des Sympathicus sind Ganglien an der Schädelbasis in der Richtung der Fortsetzung des Grenzstranges vom Ganglion ophthalmicum oder ciliare zu scheiden, welches, wenn auch in den höheren Abtheilungen zum sympathischen Nervensystem gerechnet, doch für die Anamnia manches Unklare bietet und erneuter Untersuchung bedarf. Den Ganglien des Grenzstranges vergleichbar sind dagegen bei Säugethieren das Ganglion spheno-palatinum, vielleicht auch das Ganglion oticum. Ein peripherisches Ganglion ist das Ganglion submaxillare. Bezüglich der Sauropsiden scheinen mir die vorliegenden Angaben noch nicht zu einer Übersicht verwerthbar, und es ist fraglich, ob alle jene dem Sympathicus zugehenden Nervenverbindungen hierher gehören.

Die dem Darmcanal zugehenden sympathischen Nerven stellen außer den die Blutgefäße begleitenden Geflechten auch längs des Darmes verlaufende Stämme vor. Manche Andeutungen hiervon finden sich bei Reptilien (Monitor). Am meisten sind diese Nerven bei Vögeln entwickelt. Ein den Mitteldarm begleitender Nervenstamm geht am Enddarme in mehrere ansehnliche Ganglien ein. Den Säugethieren fehlt diese Einrichtung.

Von der umfassenden Literatur über das Eingeweidenervensystem führe ich an: E. H. WEBER, Anatomia comp. nervi sympathici. Lips. 1817. JOH. MÜLLER, Myxinoiden (op. cit.). SWAN, Illustrations (op. cit.). H. STANNIUS, Symbolae ad anat. pisc. Rost. 1839. und Periph. Nervensystem der Fische (op. cit.). C. VOGT in Neue Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Neuchatel 1840. Bd. IV. R. REMAK, Über ein selbständiges Darmnervensystem. Berlin 1847. R. CHEVREL, Sur l'anatomie du système nerveux grande sympathique des Elasmobranches et des poissons osseux. Arch. Zool. Expér. 2. Sér. T. V. Suppl. bis. O. A. ANDERSON, Zur Kenntn. des symp. Nervensyst. der urodelen Amphibien. Zool. Jahrb. Bd. V.

Von den Sinnesorganen.

Niederste Zustände.

Sonderung der Organe.

§ 228.

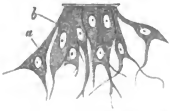
Die in der Reaction des Protoplasma auf Zustände der Außenwelt sich kundgebende Eigenschaft des Protoplasma bildet den Ausgangspunkt von Sonderungen am Organismus, durch welche Organe zur Wahrnehmung jener Zustände hervorgehen. Dass das Protoplasma auf Reize von außen reagirt, dafür geben die Protisten zahlreiche Belege, auf welche bereits bei der als Protozoen behandelten Gruppe derselben (S. 29) aufmerksam gemacht wurde. Man nennt diese Wahrnehmung, die sich am Organismus äußert, *Empfindung*. Sie ist schon bei vielen Protozoen localisirt. Ihr Sitz sind die äußeren Plasmaschichten, und mancherlei Einrichtungen, Fortsatzgebilde und dergleichen, begünstigen sie. Was hier an dem indifferenten Körpersubstrate geleistet wird, geht mit der Theilung jenes Materials in die Formelemente auf diese über, und bei den Metazoen finden wir in allmählichem Fortgang bestimmte Formelemente mit jener Function betraut.

Den beiden primären Zellschichten des metazoischen Organismus kommt von der ersten Bildung mit dem differenten Verhalten zum Körper auch eine Verschiedenheit bezüglich der Empfindung zu, und wenn auch dem Entoderm diese nicht abzusprechen ist, so ist es doch gegen die große Mannigfaltigkeit äußerer Reize, deren das Ectoderm theilhaftig wird, abgeschlossen. Die entodermalen Functionen gehen in einer anderen Richtung. Das Ectoderm übernimmt die Vermittelung des Verkehrs des Organismus mit der Außenwelt, die umgebenden Medien wirken auf es ein, ihre Zustände werden von ihm wahrgenommen, empfunden. Im niedersten Zustande — bei Poriferen — besteht noch keine bestimmte Sonderung der ectodermalen Formelemente. Es ist sogar nicht unwahrscheinlich, dass hier auch dem Entoderm ein bedeutender Antheil der Wahrnehmung von Zuständen des umgebenden Mediums vermittels des in das Gastralsystem eingeführten Wassers wird.

Erst mit einer weitergehenden Sonderung im Körper, zugleich an die Entstehung eines Nerven- und Muskelsystems geknüpft, begegnen wir Sinnesorganen (Cölenteraten). Diese werden zuerst durch gewebliche Sonderung hervorgerufen.

Es sind noch keine »Organe« in höherem Sinne, indem sie nur durch Ectodermzellen repräsentirt sind. Einzelne Zellen werden von den anderen different, in sehr mannigfaltiger Ausstattung, zuweilen mit Verlängerungen über die Körperoberfläche versehen und durch den Zusammenhang mit dem Nervensystem als Empfindungsorgane sich aussprechend. Das ist der primitivste Scheidungsprocess auf diesem Gebiet. Das Ectoderm, welchem vorher ein gewisses Maß von Empfindung innewohnte, behält dieses wohl, denn es besteht kein Grund zur Annahme, dass es mit dem Auftreten von specialisirten Bildungen verschwände, aber die letzteren sind doch vornehmere, eine höhere Leistung als die indifferenten Ectodermzellen übernehmende Einrichtungen geworden. Wir heißen sie *Sinneszellen*. Sie repräsentiren einen »geweblichen Zustand«, ein »Organ« niederster Art (Fig. 518).

Fig. 518.



Vom Sinnesepithel des oberen Nervenringes von Carmarina hastata. *a* Sinneszelle. *b* indifferente Zelle (Stützzelle). (Nach O. Hertwig.)

So sind diese Gebilde über den Körper vertheilt, reicher in der Nähe des oralen Poles, wo Fortsatzbildungen des Körpers, dichter mit ihnen besetzt, *als Organe sich darstellen* (Tentakel bei Cölenteraten). Es ist hier die Anhäufung jener Elemente, durch welche mit der in den Tentakeln ausgesprochenen Fortsatzbildung in das umgebende Medium eine Erhöhung der Leistung sich ausspricht, und da die Tentakel noch andere Verrichtungen besitzen, kann man sie selbst nicht kurzweg als Sinnesorgane ansehen. So sind die Anfänge bedeutsamer Organreihen noch in wenig ausgesprochener Weise und die Differenzirung beginnt aus der Indifferenz.

Die angegebene Veränderung des Ectoderms ist der indifferente Zustand für die Bildung von *Sinnesorganen*. Welcherlei Art von Wahrnehmung sie dem Körper vermitteln, ist nicht sicher. Denn wenn auch die Existenz der Tastempfindung durch die Beobachtung festzustellen ist, so bleiben doch noch zahlreiche andere Qualitäten der Empfindung im Dunkel. Wir schließen auf die Existenz besonderer auf den Organismus wirkender Reize, auf welche derselbe reagirt, nur aus dem Vorhandensein bestimmter organologischer Einrichtungen. Aus dem differenten Verhalten der ihrer Natur nach einer Perception dienenden Organisation folgern wir eine Verschiedenartigkeit der Reize selbst, ohne dass wir bis jetzt zu einer präciseren Behandlung dieser Fragen gelangen konnten.

Dem ersten Zustande der Differenzirung, wie er z. B. bei Hydra und Verwandten den einzigen, wenn auch in manchen Einzelheiten vermannigfachten Apparat für sinnliche Wahrnehmung darstellt, tritt gegenüber die *Ausbildung von Einzelorganen*, welche bei höheren Cölenteraten bereits in mehrfacher Weise bestehen. Der einfachere und ursprünglichere, im Integument verbreitete, oder in demselben auch local beschränkte Perceptionsapparat, in den wir die Summe seiner Einzelbestandtheile zusammenfassen, wird als der Ausgangspunkt jener neuen Sonderungen anzusehen sein. Die Ontogenese, so weit sie bekannt ist, giebt dafür Bestätigung. Der phyletische Weg ist für jene Bildungen zum großen Theil noch

nicht erschlossen. Aus Allem, was die Organstructur und ihr ontogenetischer Aufbau ergiebt, darf man jedoch folgern, dass die ersten Sonderungen im Ectoderm die Vorläufer für jene höheren Befunde abgaben, dass also für diese nicht sofort deren functionelle Bedeutung und damit auch die Besonderheit ihrer Structur gleichsam »ad hoc« hervortrat. Welcher Art immerhin die Wahrnehmungen sein mögen, welche durch solch höhere Organe vermittelt werden, so können sie doch nur *auf dem Boden einer indifferenten Empfindung* entstanden sein, unter successive erfolgter Änderung der Qualität ihres Empfindungsvermögens.

Wie der erste indifferente Zustand im Ectoderm nur gleichartige Elemente aufweist, deren jedes ein gewisses, wenn auch auf tiefster Stufe stehendes Maß der Empfindung vermittelt, und wie aus diesem Zustande nachweislich jener entsprang, in welchem ein Theil der Ectodermzellen, in Sinneszellen umgebildet und über den Körper vertheilt, zur Vermittelung eines höheren Empfindungsmaßes dient, so ist von diesem ein dritter Zustand abzuleiten, in welchem zu den vorher bestehenden noch neue Einrichtungen hinzutreten. Solche zeigen sich, *aus Summen von Sinneszellen* aufgebaut, in höherer Ausbildung.

Damit ist für den gesammten Organismus eine Reihe stufenweise entfalteter Organe entstanden. Wir haben im indifferenten Ectoderm, in welchem die neuere Forschung bereits eine Verbreitung von Nerven nachwies, auch den functionell indifferenten Sinnesapparat zu erkennen. Die Entstehung besonderer Sinneszellen erhöht die sensiblen Leistungen des Integuments, und durch die zusammengesetzteren Organe werden dem Organismus *Wahrnehmungen besonderer Art, durch die Wirkung bestimmter specifischer Reize entstanden, ermöglicht.*

Damit entstand eine Theilung der physiologischen Leistung. Wir werden uns vorstellen müssen, dass die Sinneszelle einen Theil ihres Empfindungsvermögens aufgiebt, indem ein anderer Theil davon sich weiter entwickelt hat. Wenn sie vorher noch verschiedene Reize empfing, so wirken jetzt nur gewisse derselben, und das betreffende Organ bietet eine *specifische Energie*. Diese *Arbeitstheilung* führt auch hier zu einer Vervollkommnung, um so mehr, als das Organ sich nicht mehr auf einen Complex von Sinneszellen beschränkt, sondern aus seiner Umgebung noch andere Theile in seine Dienste zieht. Auch dieses geschieht in stufenweisem Processe. Zuerst ist es nur benachbartes Epithelgewebe, dann tritt das Integument in vollere Hülfsleistung, und endlich kommen auch andere Organsysteme zur Abgabe von Hülfsorganen und gestalten das betreffende Sinnesorgan zu hoher functioneller und morphologischer Ausbildung.

Die große Mannigfaltigkeit der Werkzeuge für die Sinneswahrnehmung verlangt eine Ordnung. Eine solche ist nicht in ganz sicheren Normen herstellbar, aber nach dem Grade der auch durch Betheiligung der Nachbarschaft geförderten Ausbildung können *niedere* und *höhere Organe* morphologisch unterschieden werden. Die *niederen*, als *Hautsinnesorgane* bezeichnet, besitzen im Integument Verbreitung, können aber selbst wieder höhere Ausbildungsstufen erlangen. Die *höheren Sinnesorgane* dienen ausschließlich specifischen Wahrnehmungen und werden in *Hör-*, *Seh-* und *Riechorgane* getrennt, von denen nur die beiden letzteren bei den

Wirbelthieren je eigener Art sind. Diese Abtheilungen sind in der Thierreihe jeweils durch sehr verschiedene Organe repräsentirt, nur zum Theil in fest begründeter Stellung. Für einen großen Theil herrscht aber Unsicherheit, und in den Organen des Hautsinnes ist höchst wahrscheinlich eine Anzahl physiologisch sehr verschiedener Apparate geborgen.

Die Schwierigkeit der Beurtheilung der Sinnesorgane beruht zum großen Theil darin, dass wir dazu den Maßstab nur durch unsere eigene Organisation empfangen. Aus der Ähnlichkeit der Structur der betreffenden Organe mit unseren eigenen schließen wir auf die gleiche uns bekannte, weil von uns erprobte Function. Anders verhält es sich mit vielen Organen, die durch ihre Structur zwar als Perceptionsorgane sich erweisen, deren Qualität der Perception aber uns verborgen bleibt, da sie mit den betreffenden Organen unserem Organismus fehlt. Es sind daher mehr oder minder begründbare Vermuthungen, welche an die Stelle der Erfahrung treten. Leydig hat schon vor langer Zeit in der Aufstellung von Organen eines sechsten Sinnes das Ungenügende unserer Einsicht in das functionelle Verhalten jener Sinnesorgane charakterisirt, und wenn wir die morphologischen Befunde sprechen lassen, so erhalten wir daraus Zeugnisse für die Annahme nicht nur beträchtlicher qualitativer Differenzen in der Leistung bei den homologen Organen, sondern auch der Existenz von Organen, welche physiologisch gänzlich außerhalb unserer Beurtheilung liegen. Damit sei zugleich ausgesprochen, dass wir mit den oben angeführten Organen keineswegs eine Beschränkung behaupten wollten.

I. Organe des Hautsinns.

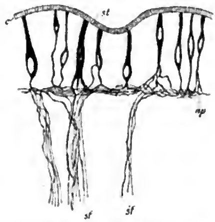
A. Verhalten bei Wirbellosen.

§ 229.

Die im Ectoderm entstandene Sonderung hat aus einem Theil seiner Formelemente schon bei den *Cölenteraten* Gebilde hervorgebracht, welche nicht nur durch ihren Zusammenhang mit Nerven, sondern auch durch ihre meist schlanke Gestalt und nach außen gerichteten Fortsatz als *Sinneszellen* zu deuten sind. Der starre, borstenartige Fortsatz (Sinneshaar, Tasthaar) lässt sie zur Aufnahme mechanischer Reize (Tastempfindung) geeignet erscheinen. Sie erscheinen häufig an bestimmten Regionen, am reichsten an den Tentakelgebilden, bei den Medusen auch am Scheibenrande. Ob auch bewegliche Cilien der Sinneswahrnehmung dienen, bleibt dahingestellt. Auch bei *Würmern* finden jene Sinneszellen Verbreitung, wo nicht die Cuticularbildung des Integuments es hindert, und schon bei Plathelminthen stehen sie an manchen Örtlichkeiten in büschelförmiger Gruppirung. Ein mehr vereinzeltes, aber gleichmäßiges Vorkommen zeigt das in Fig. 519 gewählte Beispiel vom Regenwurm, wo wir die Sinneszellen zugleich mit basalen Fortsätzen sehen, mit denen sie sich in einer sensible Nervenfasern aufnehmenden Schicht durchflechten. Dass die als Sinneszellen gedeuteten Zellen überaus mannigfaltige Bildungen vorstellen (s. Fig.) lässt entweder einen sehr differenzirten Zustand annehmen, oder es mögen vielleicht auch andere Elemente mit zur Anschauung gelangt sein. Eine engere Vereinigung einer Anzahl von Sinneszellen

bildet bei den *Chätopoden* den Anfang einer höheren Einrichtung. Die Sinneszellen werden von längeren Epidermiszellen umgeben und *formiren zum ersten Male ein Organ in räumlicher Abgrenzung, ein sogenanntes Becherorgan.* Solche Organe finden sich bald zerstreut, bald in Gruppen reichlich in der Umgebung des Mundes, oder auch in dessen Cavität, daher sie als *Schmeckorgane* gelten. Im Integumente stehen sie auf retractilen Hügeln und in metamerer Anordnung an der Seite des Körpers, Seitenorgane, welche auch den Hirudineen zukommen.

Fig. 519.



Aus dem Integument von Lumbricus. *c* Cuticularsaum der Epidermis. *st* Sinneszellen verschiedener Form. *np* Nervenschicht. *sf* Sinnesfasern. (Nach G. RETZIUS.)

Bei den *Arthropoden* wird die Ausbildung jener Organe wieder durch die Cuticularbekleidung des Körpers gehemmt und andere Bildungen fungiren. Sie führen auf die oben erwähnten Organe zurück und bestehen aus Verlängerung einer Zelle der Epidermis (Hypodermis), die mit einer Nervenzelle in Verbindung steht. Der Zellfortsatz besitzt eine cuticulare Scheide, so dass sich seine Beweglichkeit auf die Basis beschränkt. Diese *Tastborsten* finden sich in mannigfaltiger Art an den Enden der Gliedmaßen, sowie an den Antennen bei Crustaceen; auch den Tracheaten fehlen sie nicht, wenn sie auch ein beschränkteres Vorkommen besitzen. Sie zeigen mancherlei Verschiedenheiten im feineren Verhalten und mögen auch für andere Wahrnehmungen dienen, über welche eine sichere Entscheidung nicht möglich ist. Besonders jene Befunde, an denen die modificirten Organe besondere Körperstellen, wie am Kopfe einnehmen, mögen dafür sprechen, dass die Perception keineswegs nur mechanische Reize vermittelt.

Im Integumente der *Mollusken* treten mannigfache, der Sinneswahrnehmung dienende Einrichtungen auf. In allgemeiner Verbreitung finden sich die schlanken, oft wie Fasern erscheinenden, nur an der Stelle des Kerns verdickten Zellen, deren Basis mit Nerven zusammenhängt. Sie stehen zwischen den anderen Epidermiselementen, seien es indifferente Epithelzellen oder Drüsenzellen, vertheilt. Bald entbehren sie äußerer Fortsätze, bald sind solche vorhanden und bilden Bündel von Sinneshaaren. Bedeutend groß und auf der ansehnlichen nach außen gekehrten Fläche mit zahlreichen Sinneshaaren besetzte Zellen erscheinen als Modificationen der erstgenannten, sind aber in ihrem Vorkommen beschränkt. Eine Häufung solcher Formelemente an den Tentakelgebilden, wie auch an anderen vorspringenden Körpertheilen, lässt diese zu Wahrnehmungen besonders geeignet erscheinen, ohne dass die Qualität der letzteren ausschließlich auf mechanische Reize beschränkt anzunehmen wäre.

Aus den allgemeinen im Integumente verbreiteten Einrichtungen treten vielerlei locale Sonderungen hervor, welchen bald eine größere, bald eine geringere

Ansdehnung an der Körperoberfläche zukommt. Zu den ersteren zählen die zahlreichen, die Schalenstücke der Chitonen in regelmäßiger Anordnung durchsetzenden Gebilde, welche man *Aestheten* benannt hat. Sie bestehen aus kolbig geendigten Zellbildnngen, welche die Poren der Schalenplatten durchsetzen nnd von einer Chitinlamelle, die sich auch zwischen ihnen findet, bedeckt werden. Ein größerer Complex zieht von einem nnter der Schalenplatte befindlichen, wahrscheinlich nervösen Faserstrang aus, schräg durch die Schale zur Oberfläche, und zweigt nahe an derselben die kleineren Gebilde ab, welche je ein größeres umgeben. Da die chitinöse Decke sowohl die kleineren als die größeren »Aestheten« vom umgebenden Medium abschließt, kommt diesem nur eine mittelbare Einwirkung zu, so dass die Einrichtung zunächst wohl nur der Tastempfindung dient. Dass aber auch andere Wahrnehmungen von solchen Organen erworben werden können, werden wir bei den Sehorganen anführen.

Die unter den Mollusken verbreitete, aus dem Integument hervorgegangene Mantelbildung und ihre Bedeutung für den respiratorischen Apparat hat wahrscheinlich die Controlle des zur Athmung dienenden Wassers vollziehende Bildnngen entstehen lassen. Aus einer Häufung der auch sonst in der Mantelhöhle verbreiteten Sinneszellen gehen in der Nähe der Kiemen successive räumlich abgegrenzte Gebilde hervor, die durch kiemenblattähnliche Faltungen zu einer verschiedengradig ansgebildeten Oberflächenvergrößerung gelangen können (Prosobranchiaten). Sie werden als Riechorgane (*Osphradien*) gedeutet. In die gleiche Kategorie gehören Organe, die als Höcker oder Wülste in der Mantelrinne der Chitonen den einzelnen Kiemen zugetheilt oder nnr in Beschränkung zu treffen sind. Sie entsprechen wenigstens zum Theil den Osphradien. Auch an den Tentakeln der Mollusken ergeben sich vielerlei durch Ausbildung des Sinnesepithels ausgezeichnete Gebilde. Nicht minder mannigfache der Sinneswahrnehmung dienende Gebilde kommen in der Mundhöhle den verschiedenen Abtheilnngen der Mollusken zu, ebenso wie jene bei Würmern ectodermaler Herkunft. Man deutet sie gewiss nicht mit Unrecht als Organe des Geschmacks, allein es waltet hierbei doch nur die Wahrscheinlichkeit.

Zahlreiche andere hierher gehörige sensorische Einrichtungen des Integuments im weiten Bereiche der Wirbellosen übergehend, sollen die obigen Angaben nur die Verbreitung und Sonderung von Hautsinnesorganen darthun, sie sollen zeigen, wie der indifferente Apparat in locale Differenzirungen übergeht und damit wohl auch eine Änderung seiner functionellen Bedeutung erhält, bald Tastwahrnehmungen vermittelnd, bald chemische Reize oder andere, die nicht näher bestimmbar sind. Für die Unterscheidung letzterer Organe in Geruchs- oder Geschmacksorgane ist die Lage des Organs in Betracht genommen.

B. Hautsinnesorgane der Wirbelthiere.

Acranierbefund. Allgemeines Verhalten der Nerven zum Integument bei Cranioten.

§ 230.

Mit dem Aufenthalt im Wasser erlangt der Organismus einen bedeutenden Reichthum von Sonderungen percipirender Werkzeuge, die im Integument verbreitet sind. Dies trat schon bei Wirbellosen hervor und kommt noch mehr bei den Vertebraten zum Ausdruck. Einfachere Zustände stehen aber auch hier am Anfang, und bei *Acraniern* sind es zwischen den anderen Epithelzellen vertheilte *Sinneszellen*, die über den Körper verbreitet sind. Jede trägt einen starren Fortsatz an ihrer Oberfläche. Nur in der Umgebung des Mundes sind combinirte Gebilde zu Stande gekommen, indem an der Seite der Buccalcirren ein Besatz mit Bündeln von Zellen besteht, welche theils Wimperhaare, theils starre Haare tragen. Ein besonderes Sinnesorgan nimmt in Verbindung mit einem durch reichen Cilienbesatz ausgezeichneten Organ (Räderorgan) hier im Vorhofe die Gegend der rechten Seite der Chorda dorsalis ein. Sinneszellen trägt auch noch das Velum.

An diesen Einrichtungen ist ausschließlich die Epidermis betheiligt, in welcher sie liegen, ohne dass eine scharfe räumliche Abgrenzung besteht. Es sind noch keine distincten Organe, in deren Aufbau sich Summen von Zellen vereinigten, und dadurch stehen sie auf einer tieferen Stufe, als Bildungen, welche bei den *Cranioten* sich darstellen.

Bei diesen ist schon durch die Mehrschichtigkeit der Epidermis eine Bedingung für Complicationen gegeben, und es gewinnen damit Nerven in der Epidermis Verbreitung.

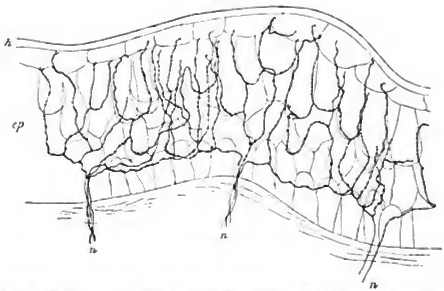
Aus zahlreichen Beobachtungen erwächst uns die Vorstellung, dass die aus dem Ectoderm entstandene Epidermis der Vertebraten nicht bloß aus Zellen sich zusammensetzt, sondern dass an ihrem Aufbau sich auch Nerven betheiligen. Diese durchsetzen die Lederhaut und treten in kleinen Faserbündeln in die Epidermis, wo sie auf intercellulären Bahnen sich verbreiten, eine Art von Durchflechtung vorstellend.

Die Nerven nehmen beim Eintritt in die Epidermis eine andere Beschaffenheit an und ihre blassen Fasern (Fibrillen) zeigen reiche Verästelungen. Sie gelangen bis zur äußersten verhornten Schicht, wie in Fig. 520 zu ersehen ist. Wo ein bedeutenderes Stratum corneum vorkommt machen sie an diesem Halt, so dass bei dem successiven Verhornungsprocess auch immer ein peripherer Theil des intercellulären Nervengeflechts dem Absterben verfallen muss.

Wo diese Fasern endigen, ob ebenfalls intercellulär oder nicht, ist annoch offene Frage. Die Wahrscheinlichkeit, dass sie mit den Zellen auf die Dauer ihres Lebens zusammenhängen, ist nicht ausgeschlossen, bis jetzt aber nicht auf directe Thatsachen gegründet. Ebenso wenig beruht aber auch die Angabe freier inter-

cellulärer Endigung auf mehr als auf der Thatsache, dass der durch Reagentien sichtbar gemachte Nerv von einem gewissen Punkte an nicht mehr zu erkennen ist. Vielmehr bestehen viele Gründe, welche die Annahme eines Zusammenhangs der interepithelialen Fibrillen mit den Zellen des Epithels begründen. Die Verbreitung der Nerven in der Epidermis lässt diese in ihrer Gesammtheit als empfindenden Apparat erkennen, wobei die Qualität der Empfindung wohl auf der

Fig. 520.



Nervenvertheilung in der Haut von Salamandra maculosa. *ep* Epidermis. *h* Cuticula. *n* Nervenbündelchen, welche durch die Lederhaut zur Epidermis gelangen. (Nach G. Retzius.)

tiefsten Stufe anzunehmen ist. Es ist ein indifferenter Zustand vorhanden, denn wie die Zellen der Epidermis verhalten sich auch die Nerven indifferent, und daraus sind wohl die differenzirten Gebilde entsprungen, an denen bestimmte *Sinneszellen* unterscheidbar sind, und nach dem Verhalten derselben sind *niedere und höhere Organe* zu unterscheiden.

Ausbildung differenter Organe bei Cyclostomen und Ichthyopsiden.

§ 231.

Die vorhin dargelegte Einrichtung bildet eine fundamentale, welche durch die ganze Wirbelthierreihe waltet, aber sie stellt in dem dargelegten Zustande noch keine discreten *Organe* vor. Solche sind mehr oder minder an *bestimmte Örtlichkeiten geknüpft*, wenn sie auch aus dem niederen Zustande entstehen. Die einfacheren Einrichtungen, an denen die Lederhaut wenig oder gar nicht Theil nimmt, unterscheiden sich von solchen, an denen auch die Lederhaut betheiligt ist.

A. Einfache Hautsinnesorgane.

a. An der Oberfläche.

Wir treffen sie in dem verschiedensten Befunde bei *Cyclostomen* in grübchenförmige Einsenkungen am Kopf und an der Kiemenregion in regelmäßiger Vertheilung

und von da bis zum Schwanze erstreckt (*Petromyzon*). Auf leichten Erhebungen der Umgebung und an ihrem Grunde findet sich in Kegelform vorragend ein *Sinnesorgan*, an welchem die Lederhaut eine dünne Strecke besitzt. Das Epithel des Organs geht in das benachbarte Epithel über, welches durch seine Mehrschichtigkeit gegen das einschichtige Epithel des Organs contrastirt und das letztere eben die Einsenkung sich darstellen lässt. Im feineren Bau bieten diese Organe höhere Formelemente, welche, so weit sie Sinneszellen vorstellen, ausgebaucht sind und zwischen sich in größerer Zahl schlankere Elemente als Stützzellen besitzen. Bei größerer Ausdehnung stellen diese Organe auch *Platten* vor, während die kleineren als Knospen erscheinen. Die gruppenweise Anordnung der Organe besteht auch da, wo von ihnen Reihen dargestellt werden. Die Innervation des gesammten Apparates geht am Kopfe von mehreren Nervenästen aus, während sie am übrigen Körper, ohne dass sie da eine Seitenlinie bildeten, vom N. lateralis (S. 815) besorgt wird.

Solche Gebilde, Umwandlungen von Epithelstrecken, deren Formelemente theils Sinneszellen, theils Stützzellen vorstellen, bilden mit mannigfachen Modificationen, sei es des Umfanges, sei es die des Verhaltens der Sinneszellen und der Stützzellen zu einander, die wesentlichsten Hautsinnesorgane der im Wasser lebenden Vertebraten. Mit ihrer Differenzirung ist auch an den Formelementen eine Ausbildung erfolgt, indem die percipirenden mit einem feinen Fortsatze das Niveau des Organs zu überragen pflegen oder doch mit demselben dem umgebenden Medium zugekehrt sind.

In größter Mannigfaltigkeit finden sich diese Gebilde theils als *Endknospen* aus Gruppen im mehrschichtigen Epithel angeordneter Sinneszellen, theils als *Endhügel* bei größerer Anzahl der in ihnen verwendeten Sinnes- und Stützzellen, mit Vorsprungsbildungen der Lederhaut combinirt, bei *Ganoiden* und *Knochenfischen*. Die beiderlei Formen bieten mehr oder minder vermittelnde Zwischenstufen. Wieder ist der Kopf der bevorzugte Sitz, wenn auch am übrigen Körper, so in dem die Schuppen bedeckenden Epithel, gleichfalls eine Verbreitungsstätte besteht, wo sogar eine mehr oder minder bedeutende Regelmäßigkeit in Reihen oder Gruppen obwaltet. In beiden Fällen sind die Nervengebiete maßgebende Factoren. An den Organen mancher Knochenfische (z. B. der Cyprinoiden) besteht ein regelmäßiger Untergang und eine Neubildung. Das Organ tritt gegen die Oberfläche hervor und wird schließlich ausgestoßen (MAURER), jedenfalls kommt es zum Schwunde, und seine Stelle nimmt eine aus verhornenden Zellen gebildete Verdickung ein, welche, nach der Mitte zu verdickt, marginal abgeflacht, die sogenannten *Perlorgane* vorstellt (S. 91). Es ist beachtenswerth, dass hier der Untergang von Sinnesorganen von einem Verhornungsprocesse der Epidermis gefolgt ist. Wir werden

Fig. 521.

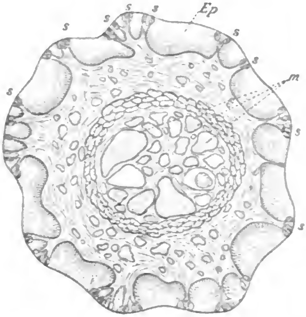


Hautsinnesorgane eines Selachier- (Acanthias-) Embryo (Stelle der Seitenlinie). *st* Stützzellen. *si* Sinneszellen. *n* Nerv. (Nach F. MAURER.)

nochmals darauf zurückkommen. Für die Vermehrung ist ein Theilungsprocess wirksam, wie es auch in Fig. 522 wenigstens in Andeutung erkennbar ist.

Wie der Kopf zum Sitze jener Sinnesorgane bevorzugt ist, so erscheinen es auch an demselben bestehende Fortsatzbildungen, welche als »*Bartfäden*« bezeichnet, sowohl bei Ganoiden (Stören) als auch bei Physostomen vorkommen. Wenn auch ursprünglich diesen Gebilden eine andere Bedeutung zugekommen sein mag (S. 363), so erscheinen sie doch durch Nervenreichthum ausgezeichnet — auch Muskulatur (*m*) durchsetzt sie — sowie im Besitze großer Mengen von Endknospen im Dienste des Empfindungsapparates in ihrer hervorragendsten Bedeutung. Die Organe (*s*) finden sich in der Epidermis in Gruppen (Fig. 522), zuweilen so dicht bei einander, dass die Entstehung der kleineren aus einer Theilung größerer sehr anschaulich wird.

Fig. 522.



Querschnitt eines Bartfadens von Barbus fluviatilis mit zahlreichen Hautsinnesorganen. *Ep* Epidermis. *s* Hautsinnesorgane, deren manche ihre Entstehung aus einer Theilung erkennen lassen. *m* Muskelbündel.

Das bereits für die Beziehungen dieser Organe zu Nerven für Cyclostomen Bemerkte hat auch für die Gnathostomen seine Geltung, und es ist speciell der *N. facialis* als der jene Organe wenn nicht producirende so doch tragende Nerv erkannt. Nächst diesem der *N. vagus*. Wie der erstere den Kopf beherrscht und seine Verzweigungen jenen des Trigeminus zutheilt, um damit sein Gebiet zu erweitern, so hat der Vagus durch den Nervus lateralis ein bedeutendes Territorium an der Rumpfoberfläche, und es wird begreiflich, welche Ausdehnung die Vertheilung jener Organe damit erlangen kann. Der *Nervus lateralis vagi* steht aber mittels des *R. retrocurrens facialis* mit dem letztgenannten in Verbindung, wie auch dabei eine ähnliche Verbindung des Facialis mit dem Glossopharyngeus vorkommen kann und dann im Gebiete von dessen Ästen wiederum jene Organe sich vorfinden. Die Betheiligung des Facialis an der Verbreitung der in Rede stehenden Sinnesorgane geht aus dem genannten Verhalten hervor. *Es ist kein einfach sensibler, sondern ein sensorischer Nerv*, indem es sensorische Organe sind, welche von ihm innervirt werden. Die Verbindungen des Facialis, vor Allem mittels des Ramus retrocurrens mit dem Vagus, erscheint als der Weg, auf welchem vom Facialis die Sinnesorgane erzeugende Eigenschaft auf den Vagus überging. Die Eigenthümlichkeit der jenen Organen zukommenden Nerven kommt auch im histologischen

Verhalten zur Geltung (PINCUS), so dass eine successive Ausbreitung des Facialis *in dem gesammten*, jene Organe producirenden Gebiete anzunehmen sein dürfte.

Dem Facialis kommt damit eine unter allen Gehirnnerven hervorragende Bedeutung zu, und dieses wird noch durch den Acusticus erhöht, der doch mit dem Facialis einen gemeinsamen Nerven vorstellt. Außer jenen Mengen kleiner sensorischer Organe ist also dem Acustico-Facialis noch ein mächtiges Einzelorgan zugetheilt, das *Labyrinth*, für welches wir doch einen nicht minder unbedeutenden Anfang voraussetzen müssen, als ein solcher auch in anderen sensorischen Organen gegeben ist. Der ursprüngliche Facialis ergäbe sich demgemäß als ein *Ausgangspunkt vieler sensorischer Organe, von welchen eines seine Ausbildung zum Labyrinthbläschen fand, und von da aus seine auch zur Sonderung der Nerven führende eigenartige Differenzirung nahm, indess die anderen, auf niederer Stufe verbleibend, Hautsinnesorgane vorstellen*, welche weniger in hochgradiger Ausbildung des Einzelnen als durch Theilnahme der Umgebung und Combination von Summen von Einzelorganen zu höheren Stufen gelangen. Der Zusammenhang der Gehörorgane mit den Hautsinnesorganen ward schon von Anderen geäußert, und dabei auch Bedeutung auf die Einsenkungen gelegt, wie sie beiderlei Bildungen zukommen.

Die Betrachtung dieser mannigfaltigen Organe von einem Punkte aus darf nicht außer Acht lassen, dass nicht sowohl nur eine Ausbreitung des Facialis die Einrichtungen schuf, als auch das Ectoderm, aus dem sie bestehen; denn, wie schon oben bemerkt, der Nerv des Organs kommt erst nach des letzteren Bildung zum Vorschein und zeigt dann seinen Zusammenhang mit dem Facialis. Mit der *phyletischen* Entfaltung des Körpers ist somit der Beginn der Differenzirung an der Peripherie wie central gleichzeitig sich vorzustellen, wobei mit der Entfernung des Organs die Verbindung mit dem Centrum als Nerv sich ausspann. Die Organe sind also nicht etwa Sprossungsproducte der Nerven, oder solche, die zuerst ohne Nerven gewesen wären, sondern beiderlei Gebilde sind als zusammen entstandene aufzufassen.

Die Organe betreten eine höhere Stufe, sobald nicht mehr nur die Epidermis an ihrer Zusammensetzung betheiligt ist, sondern auch das Corium in Mitleidenschaft tritt. Wir sehen das schon bei den aufgeführten Zuständen, an den Erhebungen der Endhügel oder bei Cyclostomen in der Verdünnung. In weit höherem Maße kommen Betheiligungen der Lederhaut an der Herstellung von Schutzvorrichtungen unter tieferer Einbettung der Organe schon von den Selachiern an den Fischen zu. Aber selbst diese bedeutend complicirteren Bildungen nehmen von einfacheren ihren Ausgang, und diese zeigen sich somit als der erste Befund. In einzelnen Fällen erlangen diese Organe bei Knochenfischen eine bedeutsame Ausbildung, auch dem Volum nach, wobei sie einen colossal zu nennenden Umfang, auch manche structurelle Modification gewinnen.

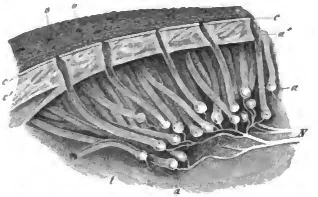
b. Eingesenkte Organe.

§ 232.

Durch die Beziehungen zur Umgebung entstehen für die Hautsinnesorgane mancherlei Befunde, welche wir für sich zu betrachten haben.

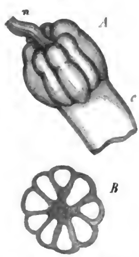
1. Eine wie es scheint besondere Einrichtung liegt in den *Gallertröhren* oder *Lorenzini'schen Ampullen* vor. Sinnesorgane haben sich tief unter das Integument eingesenkt und communiciren durch lange Röhren nach außen. Sie finden sich bei *Selachiern* in einzelnen Gruppen am Kopfe, in Büschel gruppirt, und ihre Mündungen lassen siebförmige Stellen am Integument erscheinen (Fig. 523 *o*). Die erste Canalstrecke durchsetzt senkrecht das Integument (*c*, *c'*). Von da setzt sich ein dünnwandiger Canal (*a'*) fort in verschiedener Länge, und findet in einer erweiterten Endstrecke, der Ampulle, seinen Abschluss (*a*). Zu jeder Ampulle tritt ein Nervenzweig. Die von Epithel ausgekleideten Röhren sind mit einer glashellen Gallertsubstanz erfüllt, welche bis zur Ampulle sich erstreckt, bald geht sie allmählich in jene über. Sie ist wahrscheinlich ein Product des Epithels. Die Ampulle ist bald scharf von der Röhre abgesetzt und zeichnet sich durch radiär geordnete Buchtungen aus, deren Wände nach innen vorspringende Fächer abgrenzen (Fig. 524). Auch im Bau der Ampullen ergiebt sich eine große Mannigfaltigkeit.

Fig. 523.



Ein Stück vom Rostrum von Scyllium mit Gallertröhren. *N* der zutretende Nerv. *a* Ampullen. *t* Röhren. *c* Oberhaut. *c'* Lederhaut. *o* Mündung der Röhren. *a'* Eintritt einer Röhre in die Lederhaut.

Fig. 524.



Zwei einzelne Ampullen von demselben. *A* von der Seite mit dem Nerv *n* und einem Stück Röhre *c*. *B* Ampullenquerschnitt.

Die Ampullengruppen gehören verschiedenen Nervengebieten an, und zwar sind es dieselben Nerven, welche das Canalsystem des Kopfes versorgen. Eine Ampullengruppe erstreckt sich supraorbital zum Rostrum, zu ihr tritt ein Zweig des Supraorbitalastes des Facialis (vergl. Fig. 526 *sof*). Desselben R. buccalis tritt zu buccalen Ampullengruppen (Fig. 526 bei *A*), deren vorderste an der Unterseite des Rostrums vor dem Riechorgan liegt (Fig. 526 *N*, *A*). Auch der Hyomandibularnerv sendet Äste zu Ampullengruppen (Hm^1, *A*). Eine hyoidale Gruppe erhält bei Rochen eine bedeutende Entfaltung ihrer Röhren, welche büschelförmig sowohl dorsal als ventral sich über die Flosse vertheilen, dorsal auch gegen die Occipitalregion ziehen (Raja).

Zu diesen Bildungen sensorischer Apparate gesellen sich im Bereiche der Fische noch manche andere eigener Art, welche bei ihrer Beschränkung auf kleine Abtheilungen oder einzelne Formen hier nicht Berücksichtigung finden können. Es sind, wie die betrachteten, wieder Differenzirungen der Sinneszellen enthaltenden Epidermis.

Die Ampullen sind bald mit nur wenigen, bald mit vielen Ausbuchtungen versehen, letzteres bei Hexanchus, wo auch zahlreiche (9—12) Röhren an vielfach getheilter Ampulle entspringen. Die Röhren wechseln gleichfalls an Länge. Am kürzesten sind sie bei Hexanchus, ganz unter der Oberfläche befindlich, am bedeutendsten bei Rochen, wo sie weite Strecken zurücklegen.

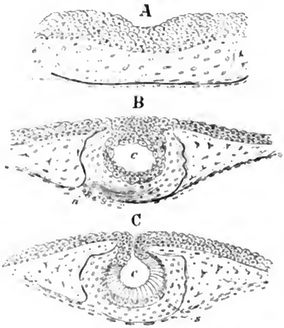
Die mit Röhren zur äußeren Mündung gelangenden Lorenzini'schen Ampullen bieten eine bestimmte Gruppirung, bei vielen Selachiern einen Zusammenschluss in Kapseln mittels eines interampullären festeren Gewebes, aus welchem die Röhren heraustreten. Ihre Mündungen sind meist nicht schwer zu sehen. Sie nehmen mit dem Alter an Weite zu, in dem Maße, als die Röhre sich allmählich verlängert, während die Ampullen mit dem Anfang der Röhre nicht in Zunahme begriffen sind. Über diese Organe s. besonders Leydig (l. c.).

Während in diesen Gebilden der in den Ampullen befindliche sensible Apparat nur durch die Gallerte der Röhre mit der Außenwelt correspondirt, ist bei einer anderen Art ein solcher Zusammenhang gänzlich ausgeschlossen, und es scheint eine völlige Abschnürung vom Integument erfolgt zu sein.

Solche vereinzelte Bildungen sind die Savi'schen Bläschen, welche bei den Torpedines im Umkreise der elektrischen Organe in größerer Anzahl unter der Hautoberfläche verbreitet sind. Sie sitzen als *völlig geschlossene*, einige Millimeter große Follikel einem sehnigen Streifen auf und bieten einfaches Plattenepithel als Auskleidung. Nur basal ist dieses zu einer in der Mitte vorragenden Platte mit haartragenden Sinneszellen differenzirt, welcher in der Längsachse des Bläschens je eine kleinere Platte folgt (Boll). In der Art des Sinnesepithels kommen sie dem Seitencanalsystem nahe und scheinen aus Reductionen desselben entsprungen zu sein (Ewart). Ob sie für die Function der elektrischen Organe etwas leisten, ist zweifelhaft, da sie bei anderen elektrischen Fischen nicht vorhanden sind.

2. Die bedeutsamste bei Fischen in größter Verbreitung vorkommende Einrichtung von Hautsinnesorganen bildet das ramificirte dermale *Canalsystem*. Es entzieht sich gleichfalls der Oberfläche, dringt aber nicht in die Tiefe. Es beginnt mit der Bildung rinnenförmiger Einsenkungen (Fig. 525 *A*, *B*), welche sich zu Canälen abschließen, in deren Wand die Sinnesorgane zu liegen kommen (*C*). Diese sind plattenförmig (Sinnesplatten). Durch die Einsenkung im Integument entsteht aus letzterem ein Schutzapparat, welcher Reihen der Organe umfasst. So entstehen Canäle in bestimmter Anordnung, an deren Wand jene Organe vertheilt sind, und je durch einen Porus nach außen communiciren (*C*).

Fig. 525.



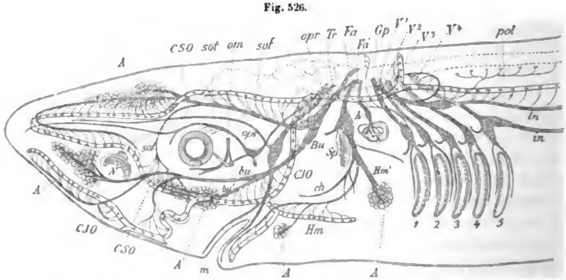
Durchschnitte durch in der Bildung begriffene Hautcanäle von Esox lucius (Embryo). *A* erste Einsenkung. *B*, *C* Canalbildung. *n* Nerveneintritt. *c* Canal mit *s* Sinnesepithel.

Die vorstehende Figur zeigt bei einem Knochenfische einige ontogenetische

Stadien der Canalbildung. Durch diese empfangen die Einzelorgane nach außen Schutz und erlangen zugleich höheren Werth, indem sie ein *Organsystem* zusammensetzen. Man hatte es früher als »Schleimcanalsystem« aufgefasst, und hielt es für »drüsiger« Natur, bis seine Bedeutung aus der feineren Structur erkannt ward (Leydig). Die, Summen von Einzelorganen vereinigende Canalbildung scheint mit der Vermehrung der Organe im Zusammenhang zu stehen, und phylogenetisch sind sie, je nach den Nervengebieten, denen sie angehören, aus einer Minderzahl entstanden, so dass wahrscheinlich für jedes Nervengebiet ursprünglich ein einziges Organ bestand. In der That trifft man die Einzelorgane nicht selten in verschiedenartigen Entfernungen von einander in den Canälen, und bei den Amphibien ist der Nachweis erbracht, dass die Vermehrung der Organe auf dem Wege der Theilung stattfindet (Maurer). In den Canälen stellt sich damit der Weg einer Wanderung dar, welcher zugleich den betreffenden Nervenzweig in eine der Zahl der Organe entsprechende Anzahl von Ästen auflöste.

Da am Kopfe verschiedene Strecken der zusammenhängenden Canäle von verschiedenen Nerven oder deren Ästen innervirt werden, ist das Canalsystem phylogenetisch nicht aus einer primitiv einheitlichen Gesammtanlage hervorgegangen anzusehen, sondern als das *Product einer Verschmelzung einer Anzahl von Rinnen*

Fig. 526.



Dermales Canalsystem von Laemargus borealis mit den betreffenden Nerven. *Tr* Trigeminus. *Fa*, *Fa'* Facialis. *Gp* Glossopharyngeus. V^1, V^2, V^3, V^4 Vagus. *opr*, *opr* Ophthalmicus profundus. *sof* Ophthalmicus superficialis facialis. *sot* Ophthalmicus superficialis trigemini. *Bu*, *bu*, *bu*¹ Buccalis. *Hm* Hyomandibularcanal. *Hm*¹ Hyomandibularis. *in* R. intestinalis vagi. *ln* Lateralnerv. *pol* Zweig des Lateralnerven. *1—5* Kiemenspalten. *m* Mund. *Sp* Spritzloch. *om* Oculomotorius. *A* Acusticus mit Labyrinth. *A*, *A*, *A* ... Lorenzini'sche Ampullengruppen. *CSO*, *CSO* Canalis supraorbitalis. *CJO*, *CJO* Canalis infraorbitalis. *N* Nasengrube. *ch* Zweig des Hyomandibularnerven. (Nach J. C. Ewart.)

von verschiedener Längsausdehnung. In der Ontogenese mag dieser Vorgang zusammengezogen sein und die Anlage continuirlich erfolgen. Damit steht im Einklang, dass in den einzelnen Abtheilungen der Fische keine vollständige Übereinstimmung herrscht und dass in ihnen sehr mannigfaltige, nur in einzelnen Zügen zusammenstimmende Verhältnisse bestehen. Sie bilden den Ausgangspunkt für das Übrige, welches in vielen seiner Einzelheiten polyphyletisch sich darstellen

kann. Da aber das Verhalten der Innervation in der Hauptsache das gleiche bleibt, dürften die Differenzen als während der Ausbildung des Systems erworben zu beurtheilen sein. Aus Fig. 526 ist außer den Canälen und ihrer Innervation das Verhalten der Kopfnerven zu ersehen und dabei die mächtige Entfaltung des Facialis (*Fa*, *Fa'*), gegen welchen der Befund des Trigeminus (*Tr*) und seiner spärlichen, an den Sinnesorganen nicht betheiligten Verzweigung lebhaft contrastirt.

Als constanteste Bahnen wurden bei *Selachiern* folgende nachgewiesen und zugleich in ihrer Innervation ermittelt (EWART). Ein *Supraorbitalcanal* (vergl. Fig. 526 *CSO*) erstreckt sich oberhalb des Auges zum Rostrum, wo er nach hinten umzubiegen pflegt und in einen *Infraorbitalcanal* übergeht. Der erstere wird vom R. supraorbitalis des Facialis innervirt, der Infraorbitalcanal vom R. buccalis des Facialis, von dem auch ein Zweig zu einem präoralen, vom Infraorbitalcanal aus nach vorn bis ins Rostrum gelangenden Canal (*CJO*) tritt, der sich vor dem Mund mit dem anderseitigen median eine Strecke weit vereinigt. Eine dritte Abtheilung ist dem R. hyomandibularis des Facialis unterstellt und ist wieder vom Infraorbitalcanal abgezweigt. Dieser *Hyomandibularcanal* (*Hm*) folgt dem Unterkiefer, nachdem er einen Ast caudalwärts abgesendet hat (vergl. Fig. 526). Bei Raja ist die Unterkieferstrecke ein isolirter Abschnitt. Hier hat auch der Erwerb einer durch die Brustflossen außerordentlich verbreiterten Körperform neue Verhältnisse des Canalsystems hervorgerufen und letzteres auf die Brustflosse Ausdehnung gewinnen lassen. Es ist die hyomandibulare Canalstrecke, die sich in weitem Bogen dorsal über die Brustflosse erstreckt und hinten mit einem langen Zweige vom Infraorbitalcanal sich verbindet, während er vorn auf die ventrale Fläche umbiegend diese mit einer langen caudalwärts führenden Schlinge umzieht. Auch ein langer Abschnitt des Supraorbitalcanals hat an der ventralen Fläche seine Verbreitung.

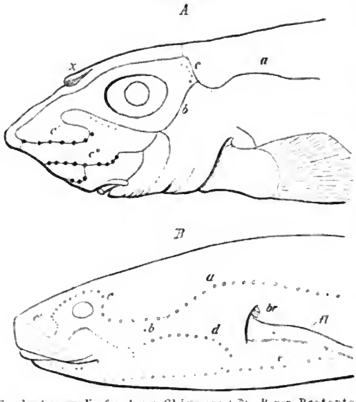
Eine vierte Abtheilung dieses Canalsystems wird vom Vagus innervirt (*ln*) und nimmt ihren Weg den Rumpf entlang, bis auf den Schwanz als *Lateralcanal* die Seitenlinie bezeichnend. Am Kopf bildet er die caudale Fortsetzung des Supraorbitalcanals und besitzt an seiner ersten Strecke über den Rücken hin eine Querverbindung mit dem anderseitigen. Er hält von allen am meisten eine constante Bahn ein, wenn er auch manche kleinere Abweichungen darbietet; dagegen kommen an den am Kopfe befindlichen Theilen des gesammten Systems schon bei den Haien vielerlei kleine Differenzen vor, theils durch neue Verbindungen, theils durch Abzweigungen bedingt, so dass ohne Rücksicht auf die Innervation zahlreichere Canalstrecken als die oben nach den Nerven in drei zusammengefassten unterschieden werden können (GARMAN).

Eine neue Complication geschieht durch die *Verlängerung der Ausmündestellen in Röhrchen*, welche schräg das Integument durchsetzen. Schon den Haien kommen solche, bald nur auf einzelnen Strecken, bald in allgemeiner Verbreitung zu. Manchmal erreichen sie eine bedeutende Länge (Alopias). Ansehnlicher sind sie bei den *Rochen*, besonders an den der Brustflosse zugetheilten Canalstrecken. Sie verlaufen hier dorsal oder ventral zum Flossenrande. Bei vielen verzweigen sie sich, und indem diese Zweige sich wieder unter einander verbinden, entsteht

ein Netzwerk von sehr verschiedener Maschenweite und Form. Zum großen Theil vermehren sich die Verzweigungen und es entsteht ein Ästegewirr, aus welchem der Hauptcanal kaum hervortritt oder auch wie aufgelöst erscheinen kann. Solche Zustände sind am meisten bei Pteroplatea ausgebildet, wozu die Anderen Übergänge darbieten. Im Allgemeinen wird damit eine Vermehrung der Einzelorgane in den Canälen in Verbindung stehen, aber das Vorkommen der Äste an den Hauptcanälen kann doch nicht einfach darauf bezogen werden, da diese Äste nur Zuleiteröhren sind und die Sinnesorgane selbst den Hauptcanal nicht verlassen (Ewart). Von diesen Zuleiteröhren sind somit Fortsätze der Hauptcanäle zu unterscheiden, welche sich manchmal in ihrer Anordnung mit den Zuleiteröhren sehr ähnlich verhalten. Obgleich innerhalb engerer Selachiergruppen die Anordnung der Canäle manches Gemeinsame darbietet, so kommt doch vielfach bei sonst sich nahe stehenden eine so beträchtliche Variation zu Stande, dass der Gesammtapparat als ein sehr biegsamer sich darstellt.

Das Canalsystem erhält sich auch bei *Chimären*, *Dipnoern*, *Ganoiden* und *Teleostei* nach den bei Selachiern gegebenen Grundzügen gebildet. Aber es fehlen die den Selachiern, besonders den Rochen zukommenden seitlichen Röhren der Hauptstämme. Für die Chimären und Dipnoer giebt die nebenstehende Figur eine Vorstellung. Supra- und Infraorbitalcanal, Hyomandibularcanal am Kopf und Seitencanal längs des Rumpfes zum Schwanztheil des Körpers ziehend sind wieder die Hauptbestandtheile. Für den Hyomandibularcanal ist die Gliederung in einen Hyoid- und einen mandibularen Abschnitt hervorzuheben (Amia und Teleostei).

Fig. 527.



Canalsystem am Kopfe: *A* von Chimaera (⅔), *B* von Protopterus. *a* Seitencanal. *b* Verbindung mit dem Infraorbitalcanal. *c* Supraorbital-, *c'*, *c''* Infraorbital-Strecken. *d* Fortsetzung der letzteren zu einem ventralen Canal *e*. *fl* Brustflosse. *br* Kiemen. *x* Stirnanhang.

Von dem phylogenetischen Vorgange der Canalbildung aus einer Rinne hat sich bei *Holocephalen* ein Stadium erhalten, *indem die Canäle hier in ihrer ganzen Länge noch offen sind*. Weitere Öffnungen entsprechen der Lage der Sinnesorgane, eine Spalte setzt sich von da längs des Canals fort, welcher von den freien Rändern nur theilweise überbrückt wird.

Für die große Bedeutung dieses Canalsystems spricht eine Reihe von Einrichtungen, welche das Offenbleiben der Räume desselben sichern. Dies wird bei Selachiern zunächst durch derbes Bindegewebe in der Canalwand erreicht. Bei Rochen werden sogar knorpelige Bestandtheile der Wand angegeben (EWART). Mit der Ausbildung eines Dermalskelets wird dieses in den betreffenden Regionen zur Stütze der Canalwand verwendet. Für den Seitencanal sind es allgemein bei Ganoiden, Dipnoern und Teleostei die Schuppen, welche je für ein Sinnesorgan eine Stütze und Schutz bieten und in dieser Beziehung von den benachbarten verschieden sind. Ein Loch zum Durchtritt des Nervenzweiges durchbohrt ihre Basis. Von größerer Bedeutung ist ein ähnliches Verhalten der Deckknochen des Kopfes.

Eine andere Art von Hautorganen besteht bei den *Scopelinen*. *Augenartige Flecke* sind vom Kopfe aus längs der Ventralseite des Körpers aufgereiht, in einer oder zwei Linien, vereinzelt auch sonst am Kopfe vorhanden. Sie bestehen gewissermaßen aus zwei Abschnitten, beide oberflächlich convex, der innere, größere, bietet eine radiale Structur, die auch am äußeren vorkommen kann, und besitzt eine dem äußeren Abschnitte größtentheils fehlende Pigmentumhüllung. Am Organ soll auch eine nervöse Schicht bestehen. In den verschiedenen Gattungen bietet die Structur nicht unbeträchtliche Differenzen, ist aber noch nicht zum völligen Verständnis gelangt. Daher bleibt auch die Deutung dunkel. Man hat sie als »Nebenaugen« angesprochen, auch andere Deutungen wurden geltend gemacht (Leuchtorgane, GÜNTHER, WILLEMOES-SUHM). Man kann zugestehen, dass manches auf ein Sehorgan Deutbares in der Structur besteht und dass auch durch die dem Licht abgekehrte Abwärtsrichtung der Organe keine Einsprache erhoben werden kann, aber wir betrachten doch besser die Deutung als offene Frage. R. LEUCKART, Bericht d. Naturf.-Vers. 1865. M. USSOW, Über den Bau der sog. augenähnl. Flecken einiger Knochenfische. Bull. d. naturf. Ges. zu Moskau. 1879. F. LEYDIG, Die augenähnl. Organe der Fische. Bonn 1881.

Ebenso wenig sicher bestimmbar sind die im Integument von Chauliodus verbreiteten, mit Endigungen von Nervenfasern zusammenhängenden Organe (KÖLLIKER). Dagegen stellen sich in der Lederhaut vorhandene Kolbengebilde, die in der Aftergegend in einem ein »Tastkissen« bildenden Papillencomplex bei einem Lophobranchier (Gastrotokeus) sich finden, als einer ganz anderen Kategorie von Sinnesorganen angehörige Einrichtungen dar (BROCK, Internat. Monatsschrift. Bd. IV).

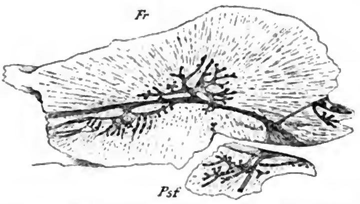
Über die Function der mannigfachen im Integument verbreiteten Sinnesorgane der Fische, welche zuerst durch LEYDIG als solche erkannt und als Organe *eines »sechsten Sinnes«* aufgefasst wurden, ist man wohl darüber einig, dass sie *differenten Qualitäten* von Wahrnehmungen dienen.

Hinsichtlich der Lorenzini'schen Ampullen der Selachier, zu denen das umgebende Medium nicht direct gelangt, muss jene Differenz von anderen Organen mit Bestimmtheit angenommen werden. Nur dass chemische Reize hier ausgeschlossen sind, ist wahrscheinlich. Allein um was es sich handelt, bleibt ebenso wie bei den anderen unentschieden, und die verschiedenen Meinungen darüber sind nicht sicher begründbare Hypothesen.

Die Ausmündungen der mannigfachen Hautsinnesorgane lassen das Integument besonders am Kopfe wie siebförmig durchbrochen erscheinen. So z. B. bei Selachiern, wie Fig. 593 an der Unterfläche der Schnauze zeigt. Die Mündungen des verzweigten Canalsystems sind durch die Anordnung von den anderen zu unterscheiden.

Die Entfaltung der Canäle auf dem Kopf hat dieselben an jenen Knochen Unterlagen und Stützen finden lassen, und ein Theil jener Knochen erhielt im Dienst jener Canäle eine bedeutende Vergrößerung (Parietalia, Frontalia, Dentale), so dass die betreffenden Canalstrecken mit mehrfachen Sinnesorganen ihnen angehören. Andere erhielten sich als Stütze für je nur ein Organ (Infraorbitalia). Die Erhaltung einer Anzahl von jenen Knochen darf wohl mit der Ausbildung der Kopfcanäle in engem Connex stehend betrachtet werden (vergl. S. 339). Es kommt also diesem Canalsystem auch für das Skelet eine große Bedeutung zu. Indem es einzelne Knochen in seine Dienste zieht und von ihnen Schutz empfängt, sichert es deren Erhaltung, wie es andererseits durch Entfaltung von Verzweigungen (vergl. Fig. 528) in den Knochen deren Ausdehnung beeinflusst und so überall *die Wechselwirkung der Beziehungen der verschiedensten Organe* zu deutlichem Ausdruck bringt.

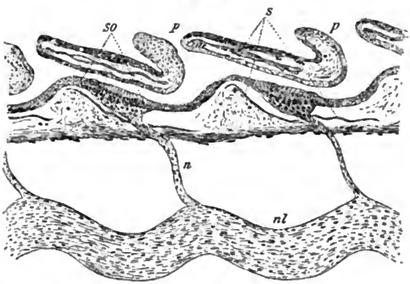
Fig. 528.



Os frontale, *Fr*, und Postfrontale, *Psf*, mit verzweigten Canälen von Amia calva. (Nach ALLIS.)

An den Organen selbst ergiebt sich von den Selachiern an eine *Minderung der Zahl und eine oft zu bedeutendem Umfang gelangende Vergrößerung der Einzelorgane.* Schon bei Chimären sind sie spärlicher als bei Selachiern, aber umfänglicher. Noch mehr tritt die Volumszunahme bei manchen Teleostei hervor, bei denen die Organe am Kopfe als *Nervenknöpfe* (LEYDIG) schon dem bloßen Auge sichtbar werden. Acerina cernua ist das bedeutendste, am genauesten gekannte Beispiel (LEYDIG) aber auch Lepidoleprus coelorhynchus und Sciaenoiden

Fig. 529.



Senkrechter Schnitt durch den Seitencanal von Amia calva. *S* Schuppen. *p* Porus des Canals. *SO* Sinnesorgan. *n* Nerv dazu. *nl* Nervus lateralis. (Nach ALLIS.)

sind durch jenes Verhalten ausgezeichnet. Es liegt die so vielfach bestehende Erscheinung der Ausbildung einzelner Organe auf Kosten der Mehrzahl vor, ein Wettbewerb, welcher höhere Einrichtungen producirt. In der That bieten jene an Zahl verringerten Organe eine höhere Ausbildung.

Die *Betheiligung des Hautskelets* am Seitencanal ruft mancherlei Complicationen hervor, zugleich mit mannigfachen, besonders bei Knochenfischen ausgesprochenen Modificationen (S. 166). Die Durchbohrung der Schuppen bei Ganoiden kommt, in differenter Weise ausgesprochen, auch bei Knochenfischen vor und hilft den Apparat der Seitenlinie zu einem einheitlichen zu gestalten. Nebenstehende Figur von einem Ganoiden giebt die Darstellung eines senkrechten Schnitts durch den Seitencanal, unter welchem der Seitennerv (*nl*) in einem Lymphraum verläuft. Die kleinen Nervenzweige treten zum Canal, indem sie je eine Schuppe (*s*) durchsetzen und sich zu einem dieser aufgelagerten Sinnesorgan begeben, über welches ein anderer Theil der Schuppe schützend sich erstreckt. Zwischen je zwei Schuppen finden sich die äußeren Mündungen (*p*) des Canals.

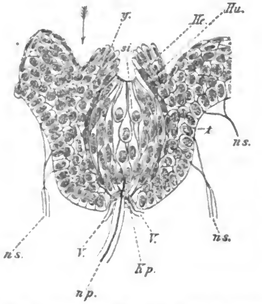
Von der außerordentlich reichen *Literatur* sei Folgendes angeführt: Lorenzini, Observationi intorno alle Torpedini. Firenze 1673. Jacobson, Extr. d'un mémoire sur un Organ particulier des Sens dans les Raies et les Squales. Bull. des sc. Société Philomatique de Paris. Vol. VI. 1813. A. Monro, op. cit. P. Savi in Matteucci's Traité des Phénomènes Électro-physiologiques. Paris 1844. F. Leydig, Über die Schleimcanäle der Knochenfische. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1850. Derselbe, Über Organe eines sechsten Sinnes. Nova Acta Acad. Caes. Leop. Carol. Vol. XXXIV. Derselbe, Lehrb. d. Histologie. 1857. Derselbe, Rochen und Haie. Leipzig 1852. H. Müller in Verhandl. der phys.-med. Gesellschaft Würzburg. 1851. A. Kölliker, Über Savi's App. folliculaire. Ibidem. 1858. F. E. Schulze, Die becherförm. Organe der Fische. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XII. F. Boll, Die Lorenzin. Ampullen der Selachier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV. Derselbe, Die Savi'schen Bläschen von Torpedo. Arch. f. Anat. u. Phys. 1875. F. Todaro, Contribuzione alla Anatomia et alla phys. de' tubi di senso de' Plagiostomi. Messina 1870. Sappey, Étude sur l'appareil mucipare. Paris 1879. F. Merkel, Über die Endig. d. sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere. Rostock 1880. B. Solger, Neue Unters. z. Anat. der Seitenorgane der Fische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII—XVIII. Garman, On the lateral Canal System of the Selachia. Bull. Mus. comp. Zool. Cambridge Mass. Vol. XVII. No. 2. Allis, The anatomy and Development of the lateral Canal System of Amia calva. Morph. Journ. Vol. II. J. C. Ewart, Lateral sense organs of Elasmobranchs. Transact. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. XXXVII. P. 1. J. C. Ewart and J. C. Mitchell, On the sensory canals of the common skate. Ibidem. W. E. Collinge, The lateral Canal system of Lepidosteus osseus. Proceed. of the Birmingham Philos. Soc. Vol. VIII. P. I. Derselbe, The sensory Canal system of Fishes. I. Ganoidei. Quart. Journal. Vol. XXXVI. Derselbe, The Morphol. of the sensory Canal system in some fossil Fishes. Ibidem. Vol. IX. P. 1. Derselbe, Sensory Canal system of Fishes. Proceed. Zool. Soc. 1897. F. Maurer, Epidermis (op. cit.). Coggi, Les vesicules de Savi et les organes de la ligne latérale des Torpilles. Arch. ital. de Biologi. Vol. XVI.

§ 233.

Die Hautsinnesorgane der Fische erhalten sich auch bei den **Amphibien**, spielen aber nicht mehr jene bedeutende Rolle, welche dort durch die Einsenkungen

im Integument nnd die daran anknüpfende Rinnen- und Canalbildung zu dem Sinnesorgane bergenden Canalsystem geführt hat. Zum Theil bieten sie noch in den Grundzügen die gleiche Anordnung wie bei Fischen und der Kopf bildet für sie den bevorzugten Körpertheil. Von da folgen sie lateralen Linien über den Rumpf hin zum Schwanze. Aber nur für den Aufenthalt im Wasser ist ihre Dauer, und nur bei Perennibranchiaten nnd dem im Wasser lebenden Theil der Caducibranchiaten und den Larven der übrigen Amphibien kommen sie in Ausbildung zu.

Fig. 530.



Medianer Längsschnitt durch ein Hautsinnesorgan von **Triton cristatus** nach der Metamorphose (Schema). *si* Sinneszellen. *t* Stützzellen. *Hu* und *Hc* Deckzellen. Die Richtung des Pfeiles giebt die Richtung der Einsenkung an. *Kp* Papille des Knospenfollikels mit Nerv und Gefäßschlingen (*V*). *np* sensorischer Nerv. *ns* sensible Hautnerven. *y* Vorsprung der Deckzellen. (Nach F. Maurer.)

Sie bieten vielfach Weiterbildungen des bei Fischen bestehenden Verhaltens, die Einzelorgane erscheinen in schärferer räumlicher Abgrenzung, vorzüglich durch ihre Einsenkung gegen die Lederhaut, wodurch sie follikelähnliche Gestalt erlangen (Fig. 530). Die Sinneszellen (*si*) kommen nicht mehr, wie noch hier und da bei Fischen, zerstreut zwischen den Stützzellen vor, sondern nehmen die Achse des Organs ein, umgeben von den Stützzellen, wie diese selbst wieder von den Deckzellen (*t*) umschlossen sind. Diese können mehr oder weniger vorragen (*y*) und bilden dann eine wirksame Schutzvorrichtung, welche den Zugang zu den freien Enden der Sinneszellen in die Tiefe verlegt. Auch eine Sonderung in zwei Lagen (*Hu* und *Hc*) ist für diese Zellen beachtenswerth.

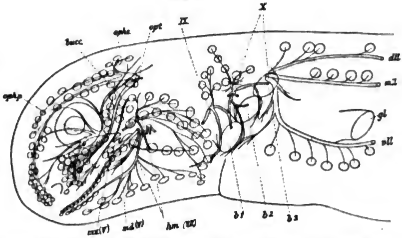
Die Anordnung dieser im Umfang sehr wechselnden Organe lässt wieder Vergleichungen mit den Fischen entstehen, zumal es die gleichen Nerven zu sein pflegen, denen man in Beziehung zu jenen Organen begegnet. Ihre reiche Vertheilung am Kopf ersieht man bei der in Fig. 531 dargestellten jungen Larve. Man bemerkt, wie terminal kleinere Organe sich zeigen. Auch die sensorischen Nerven entstehen auf die gleiche Art, von der ectodermalen Anlage der Sinnesorgane aus. Mit den gleichen Nerven ist auch die Übereinstimmung der Anordnung dem Befund bei Fischen entsprechend, und es sind dieselben auch dort vorhandene Linien, deren wir hier ansichtig werden.

Ein supraorbitaler Zug (Fig. 531 *ophs*), der in einen infraorbitalen sich fortsetzt, ist mit Fischen gemein (vergl. Fig. 531 mit Fig. 527). Bei erwachsenen Thieren deuten die Organe am Kopfe Linien an, die aus Organgruppen sich zusammensetzen. Die Linien sind durch wie kurze Striche sich ausnehmende Spältchen dargestellt (Menobranchus), in deren Grund eine Anzahl (2—7) von Organen steht,

welche wohl alle aus einem Organ entstanden. Durch die Vertiefung, die auch bei den Organen mancher Anuren (Dactylethra) wiederkehrt, *wird der bei den Fischen zur Canalbildung führende Weg sichtbar,* worin sich wieder eine Annäherung der Amphibien an die Fische ausspricht. Auch am Rumpfe besteht die Reihenanordnung, wodurch drei Seitenlinien gebildet werden, davon die mittlere die typische ist (Fig. 531). Sie wird zuerst durch eine Längsreihe von Organen angelegt. Durch Abspaltungen gehen dann die Organe der dorsalen und der ventralen secundären Linien hervor. Die lineare Anordnung der Organe bleibt weder am Kopf noch am Rumpf in allgemeiner Ausprägung. Die während des Larvenlebens mehr an der Oberfläche liegenden Organe rücken später in die Tiefe, und bei manchen besteht darin eine zugleich mit histologischen Veränderungen verknüpfte Periodicität. Mit der Metamorphose kann sogar eine Rückbildung der Organe eintreten (Salamandra). Eine solche erfolgt auch bei den *Anuren*, wenn auch Einzelne die Organe in kleinere Reihen geordnet nicht bloß am Kopf, sondern auch am Rumpf an den Seitenlinien bewahren (Dactylethra). Die Stellen geschwundener Organe bleiben aber bei den Fröschen durch Pigmentmangel ausgezeichnet. Sie bilden die »*Tastflecke*«, an welchen in der Tiefe »Tastzellen« mit Nerven im Zusammenhang bestehen. In deren Bezirk macht sich eine Verhornung der Oberfläche geltend, »und damit knüpft wieder ein Vorgang an die bei Fischen getroffenen Befunde an (Perlorgane)«.

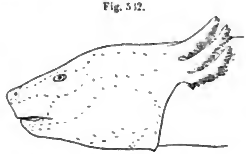
So unansehnlich der Beginn dieser Erscheinung ist, so bedeutungsvoll stellt er sich heraus bei der Vergleichung

Fig. 531.



Hautsinnesorgane mit den Nervenstämmen einer jungen Larve von Menobranchus lateralis. Die Kiemen sind abgeschnitten, b^1, b^2, b^3, ebenso die Vorderextremität *gl*. *opt* Opticus. *ophs* Ophthalmicus superficialis. *ophp* Ophthalmicus profundus. *mx* (*V*) Maxillaris trigemini. *md* (*V*) Mandibularis trigemini. *hm* (*VII*) Hyomandibularis facialis. *IX* Glossopharyngeus. *X* Vagus. *bucc* Buccalis. *dll* dorsale, *mll* mittlere, *vll* ventrale Seitenlinie. (Nach Miss JULIA PLATT.)

Fig. 532.



Kopf eines erwachsenen Menobranchus lateralis von der Seite mit Reihen linearer Gruppen von Sinnesorganen. (Nach F. MAURER.)

Fig. 533.



Tritonlarve. Die rechte Vorderextremität (*e*) ist abgeschnitten. *br* Kiemenbüschel. *a* mittlere, *b* untere Seitenlinie. (Nach MALBRANC.)

mit anderen Verhornungen der Sinnesorgane bei Amphibien. Wie die Tastorgane der Fische aus platten Formelementen bestehen, so treten auch bei Amphibien ähnliche Zellen an den Stellen untergegangener Sinnesorgane auf, und im periodischen Wechsel der Lebensvorgänge der Organe, wie er z. B. bei Triton besteht, spielt die Verhornung gleichfalls eine Rolle. Die Stützzellen sind in Verhornung übergegangen, fest mit einander verbunden, und auch an den Deckzellen tritt Verhornung ein, so dass sie damit ihre Bedeutung erhöhen. Der Zustand ist aber nur vorübergehend, denn nach dem Winterschlaf wird der verhornte Vorsprung abgeworfen. Bei der Rückbildung der Organe gilt die Veränderung vor Allem den Sinneszellen und den zu ihnen führenden Nerven, während die Nerven der Umgebung erhalten bleiben, so dass ein, wenn auch niederer Apparat, nach Untergang des höheren fortbesteht. Wahrscheinlich geht von dem ersteren auch die sensible Einrichtung aus, welche die Tastflecke der Frösche birgt.

Als *eigenthümliche* Organe, welche vielleicht hierher zu rechnen sind, muss der sogenannten »*Flaschenorgane*« von Epicrium glutinosum Erwähnung geschehen (P. und F. SARASIN, op. cit.). Es sind flaschenförmige Einsenkungen unter die Epidermis, an deren Oberfläche sie ausmünden. Ein größtentheils den Ausführgang einnehmendes keulenförmiges Gebilde ist stark lichtbrechend, enthält aber keine Kalksalze und ist wohl das Organsecret, welches als Otolith fungirend betrachtet wurde, so dass die Organe als »*Nebenohren*« erschienen. Wir lassen diese Deutung dahingestellt sein und möchten die Organe für Hautdrüsen halten.

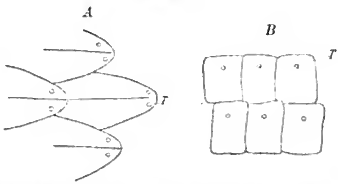
F. LEYDIG, Über die allg. Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. Derselbe, Hautdecke und Hautsinnesorgan der Urodelen. Morph. Jahrb. Bd. II. MALBRANC, Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI. P. und F. SARASIN, Ergebn. naturwiss. Forschungen auf Ceylon. Bd. II. Heft 2. F. E. SCHULZE, Über die Nervenendigungen in den sogenannten Schleimcanälen der Fische und über entspr. Organe der durch Kiemen athmenden Amphibien. Arch. f. Anat. u. Phys. 1861. Derselbe, Die Sinnesorgane der Seitenlinie der Fische und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VI. F. MAURER, Die Epidermis (op. cit.).

§ 234.

Bereits bei Amphibien trafen wir das Verschwinden der Hautsinnesorgane vorbereitet, von dem terrestren Aufenthalt abhängig, welcher dem Leben im Wasser, sei es im Larvenzustande, sei es auch später, zu folgen pflegt. Es ist leicht verständlich, wie diese von den Fischen überkommenen Einrichtungen ihre Existenzbedingungen unter jenen Umständen nicht mehr finden können. Der Apparat, der den Fischen gegenüber bei Amphibien z. B. in der nicht mehr zu Stande kommenden Canalbildung schon Reductionen empfing, ist bei **Sauropsiden** verschwunden. Aber keineswegs spurlos, denn den Reptilien kommen sehr deutliche, auf jene anderen Gebilde beziehbare Einrichtungen zu. Die Ontogenese wiederholt zwar nichts von jenen anderen Zuständen, und wenn sie die alleinige Führerin wäre, bestände auch hier eine unausfüllbare Kluft. Es ward aber eben dargelegt, wie aus verschwundenen Hautsinnesorganen mancherlei andere Einrichtungen hervorgehen (MAURER), von welchen wir nur auf die bei Fröschen auftretenden *Tastflecke* hinweisen wollen. Als solche anzusprechende Gebilde

treffen wir in Mehrzahl am hinteren Rande der Schuppen (Sphenodon) oder in Minderzahl bei Lacertiliern und bei Schlangen (Fig. 534 *A*). Pigmentmangel zeichnet zunächst das Organ aus, dessen Zellen der Epidermis angehören und zu mehreren je eine Nervenfaser aufzunehmen pflegen, so dass man sie als »Tastkörperchen« bezeichnen darf. Die Crocodile (*B*) sind an den Schuppen mit ähnlichen Stellen versehen, mehrere Tastflecke zeigen eine Vorragung der Epidermis inmitten einer Einsenkung, darunter liegen im Corium mehrere Tastkörperchen mit Nerven im Zusammenhang, *somit zeigt sich an diesen Gebilden eine stufenweise Entfaltung.* Im untersten Stadium sind die betreffenden Zellen solche der basalen Epidermisschicht, welche mit Nerven zusammenhängen, die gleichfalls basal sich auflösen (Sphenodon, Chamaeleo). Weiterhin werden die Körperchen aus mehrfachen Zellen zusammengesetzt, die aber noch in der Epidermis verharren (Lacertilier, Schlangen), bis sie endlich zu einer subepidermoidalen Lage gelangen (Crocodile).

Fig. 534.



Einige Körperschuppen: *A* von Tropidonotus natrix, *B* von Crocodilus. *T* Tastflecke. (Nach F. Maurer.)

Bei der Beständigkeit der Entstehung der gleichen Einrichtung aus untergegangenen Hautsinnesorganen der Amphibien darf auch auf das einstmalige Bestehen jener Organe bei Reptilien geschlossen werden, wenn auch aus der Ontogenese nichts mehr darüber zu erfahren ist. Sie unterdrückt die Recapitulation des Organs im ersten Zustande der Amphibien, und producirt nur den zweiten Zustand, der sonst erst nach dem Untergange des ersten entsteht und dann zum dauernden wird. Somit sind die Befunde von Reptilien und Amphibien verknüpfbar, und wenn auch die ersteren neue Zustände zeigen, so sind sie doch nichts Fremdes, denn sie sind nur die Folgezustände jener anderen, welche wir bei Amphibien noch herrschen sehen.

Dagegen sind die Tastflecke bei den Vögeln als verbreitete Gebilde verloren gegangen. Aber dem Tastsinn dienende Einrichtungen kommen im Integument des Schnabels (Anatiden), auch in der Mundhöhle vor. Eine als Nervenendigung sich darstellende einfache Zelle oder deren mehrfache, im letzteren Falle zu einem »Tastkörperchen« vereinigt, erscheinen zwar nicht mehr als directe Fortsetzungen der Reptilien- resp. Amphibienbefunde, dürften aber aus den dort dem Integument gewordenen Veränderungen abzuleiten sein. Solche sehr mannigfach sich verhaltende *terminale Körperchen*, mit welchen Namen wir alle zusammenfassen wollen, sind auch bei Säugethieren an differenten Örtlichkeiten verbreitet, und boten in ihrer Mannigfaltigkeit der Untersuchung seit Langem ein weit angebautes Feld. Wir erwähnen aus der großen Zahl nur die im Papillarkörper des Integuments

an haarlosen Stellen vorkommenden *Tastkörperchen*, sowie die schon bei Reptilien im Integument verbreiteten, aber auch bei Vögeln und Säugern vorhandenen *Pacini'schen Körperchen*. Letztere, um den Zweifel auszusprechen, ob sie Tastorgane seien, denn wenn sie auch an manchen Örtlichkeiten vorkommen, wo sie in jener Function stehen könnten, so finden sie sich andererseits auch an Orten, wo jene Bedeutung schwer einzusehen ist.

Gegenüber den Anamnia mit ihrem reichen sensorischen Hautapparat, der eine Mehrfachheit von Sinnesqualitäten vermuthen lässt, über die uns kein bestimmtes Urtheil zusteht, da wir selbst sie nicht besitzen, zeigen die Amnioten eine große Armuth ihres Integuments in ähnlichen Organen. Der Wechsel des umgebenden Mediums bedeutet den Scheideweg. Die dem Leben im Wasser angepassten Organe verfallen an der Luft der Zerstörung.

Damit ist das Perceptionsvermögen wohl im einfachen äußeren Zustande vernichtet, dem Organismus ist nur das geblieben, was er an indifferenten Nervenausbreitungen in der Epidermis besaß, und was an Tastorganen aus dem Untergange der alten Organe als Neues hinzukam. Mit dem Maßstabe der Organisation gemessen, ist jener Zugang nicht von hohem Werthe. Die Entschädigung, die er für das Verlorene bildet, könnte als karge erscheinen, wenn nicht aus dem Mediumwechsel an sich dem Organismus der Übertritt auf eine viel höhere Stufe zu Theil geworden wäre. Er zieht bei jener Veränderung daher nur Gewinn, und wenn die Tastorgane auch functionell Sinneswerkzeuge niederer Ordnung sind, so sind doch ihre Vorläufer auch Zeugen für viele den Organismus hemmende Beziehungen, welche wir dann als überwunden ansehen müssen, wenn jene Perceptionsorgane vom Körper eliminirt worden sind.

§ 235.

Während bei den Sauropsiden mit dem Übergange in neue Lebensverhältnisse der Reichthum von epidermoidalen Sinnesorganen nur bei Reptilien noch in Anklängen sich erhielt und bei Vögeln gänzlich verschwand, kommen in diesem negativen Befunde zwar auch die *Säugethiere* mit den letzteren überein, allein es ist begründbar, dass aus den Hautsinnesorganen hervorgegangene Einrichtungen sich ausgebildet haben. *Es sind dieses die Haare* (MAURER). Dass von jenen Organen aus directe Übergänge fehlen, ist bei der Entfernung der Säugethiere von den Amphibien begreiflich. Es wäre auch kein Gegenstand der Forschung, wenn directe, Jedem erkennbare Übergänge vorhanden wären! Um so wichtiger ist das Bestehen structureller Verhältnisse bei den Hautsinnesorganen der Amphibien, welche an solche der Haare sich anschließen lassen und für das auf anderem Wege gar nicht mögliche Verständnis jener Bildungen maßgebend sind. Schon bei den Amphibien erscheint die Rückbildung der Hautsinnesorgane mit *Verhornung* von Zellen verknüpft, welche in der Peripherie der percipirenden Elemente sich finden, und weiterhin ergiebt sich in der Anordnung der diese wieder umgebenden Epidermisbestandtheile eine überraschende Übereinstimmung mit jenen Schichten, welche beim Haare die »Haarscheide« darstellen. *Es bleibt uns eine Fortsetzung*

des bei Amphibien im Beginn befindlichen Processes um zu verstehen, wie daraus das Haar entstehen musste. Auch in der Anordnung der Haare, besonders bei ihrem ersten ontogenetischen Auftreten (S. 142), ist manches an jenen anderen Zustand Erinnernde ausgedrückt. Die verticale Stellung der ohnehin auf dem Wege der Verhornung befindlichen Stützzellen in den Hautsinnesorganen macht sie besonders geeignet zur Bildung des Haarschaftes nach Schwund der umschlossenen Sinneszellen, während nach außen aus den Deckzellen die innere zweischichtige Haarscheide (Fig. 530 *Hc*, *Hu*), und weiterhin mit der Einsenkung des Follikels die Wurzelscheide aus der Malpighi'schen Schicht des Integuments dargestellt wird. Ob in diesen Vorgang nicht noch neue Zwischenstufen sich einfügten, ist ungewiss, es wird aber auch daran zu denken begründet durch gewisse, am Schnabel von Ornithorhynchus befindliche haarähnliche Bildungen (POULTON).

Sind aber auch mit der Haarbildung die alten Perceptionsorgane des Integuments verloren gegangen, so bleibt doch noch ein Theil der ursprünglichen Function erhalten, auf anderer Basis ruhend und in anderer Richtung wirksam. Die Nervenvertheilung in der Epidermis der Umgebung des Sinnesorgans, die Korbgeflechte darstellend, ist mit jenen Epidermisschichten in der Wurzelscheide des Haares vorhanden und lässt das letztere sammt der ersteren als einen *empfindenden Apparat* erscheinen. An die Stelle der höheren Sinneswerkzeuge sind niedere getreten, nachdem die für chemische Reize zugänglichen Sinneszellen des ursprünglichen Organs verschwanden, und das Haar bei seiner Berührung mit der Umgebung nur mechanische Reize in den Nerven der Wurzelscheide erregt. Das Haar dient damit dem Tastsinne, und an bestimmten Örtlichkeiten am Kopfe wird es in eminenter Ausbildung zum Tastorgane (*Spürhaare*, *Tasthaare*) (s. S. 150 beim Integument).

Diese zu bedeutenderer Ausbildung gelangenden Haare sind auch die ontogenetisch zuerst angelegten, und *ihre Localitäten entsprechen jenen, wo am Kopfe der Anamnia die reichsten Sinnesorgane* bestanden, denn sie finden sich in supraorbitaler, buccaler und infraorbitaler Disposition. Wenn diese Spürhaare bezüglich der Innervation sämmtlich dem Trigeminusgebiete angehören, indess bei den Anamnia jene Sinnesorgane des Kopfes dem Facialis angehören, so muss zur Beachtung kommen, dass jene Facialiszweige bei Säugethieren im Trigeminus zu suchen sind, dass aber auch mit dem Schwinden des Organs die specifischen Nerven nicht mehr vorhanden sein können (vergl. S. 812).

Fig. 535.



Nervenendigung der Haare von einer Maus. *A* seitlich gesehen. *B* im Querschnitte. *n* Nerv. *h* Haarschaft.

Durch das Haarkleid wird das Integument der Säugethiere zu einem der Tastempfindung dienenden Apparate, der aus dem am Körper allgemein bestehenden mehr passiven Zustande sich in den Spürhaaren zu einem mehr activen erhebt.

In dem Vorgange der Umbildung von Sinnesorganen zu Haaren herrscht die *Anpassung an den geänderten Aufenthalt vor.* Die Luft ist kein für das Bestehen und die Erhaltung nervöser, unmittelbar zur Körperoberfläche tretender Perceptions-

organe geeignetes Medium. Wie schon die Amphibien zeigen, beginnt mit dem Wechsel des Mediums eine Umbildung, welche selbst bei der noch weiten Entfernung von der Haarbildung doch bereits die Principien derselben erkennen lässt. Mit der letzteren wird dann eine doppelte Leistung erzielt. Es entsteht ein neuer percipirender Apparat, oder es wird vielmehr ein in dem Korbgeflecht bereits vorhandener in neue Beziehungen gebracht, und es bildet sich zugleich ein integumentaler Schutzapparat des Körpers im Haarkleide aus.

Bei der oben geschilderten Sachlage darf man kaum daran denken, andere Verhornungen des Integuments mit in Betracht zu nehmen. Sie sind alle durch die Schichtung der verhornten Zellen, wie sie z. B. an den Perlorganen vorkommen, als den Haaren fremde Dinge zu erachten, wie ja auch sonst kein Weg besteht, der zur Hornbildung führend erkannt werden könnte. Was den oben erwähnten Befund von Ornithorhynchus angeht, so bin ich weit davon entfernt, ihn als einfachen »Übergangszustand« zu betrachten, aber auf von ähnlichen Zuständen aus entstandene Gebilde deutet vielleicht schon die Örtlichkeit.

Über jene Organe s. POULTON, The structure of the Bill and hairs of Ornithorhynchus with a discussion. Quarterly Journal of microscop. Sc. N. Ser. Vol. XXXVI. F. MAURER, die oben beim Integument citirten Schriften.

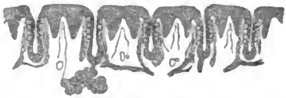
B. Geschmacksorgane.

§ 236.

Die Hautsinnesorgane der Anamnia sind mit dem Aufenthaltswechsel, der bei den Amnioten ihnen das Ende bereitet, doch nicht völlig verschwunden, denn es erhält sich von demselben ein wohlgeborgener Theil, der noch zu berücksichtigen ist. Schon bei den Fischen sind jene Organe im Epithel der Mundhöhle verbreitet als Abkömmlinge desselben Ectoderms, welches sie auch in der äußeren Haut hervorbringt. Hier werden sie als Organe des Geschmacks gedeutet. Ob hier eine Specialisirung der Function eingetreten, lassen wir dahingestellt, indem wir beachten, dass den im äußeren Integument befindlichen, in Beziehung zum umgebenden Medium doch wohl auch nichts Anderes als eine der Geschmacksempfindung ähnliche Leistung zukommen kann. Dass sie in der Mundhöhle erhalten bleiben, indess sie sonst verschwanden, steht wohl mehr mit dem ihnen unter der Einwirkung der Durchfeuchtung gewährten Schutz im Zusammenhang, als mit ihrer besonderen Dignität. Sie dienen der Geschmacksempfindung, wie aus ihrer Structur hervorgeht, welche zwischen den percipirenden Organen und dem umgebenden Medium Contact bestehen lässt. Wenn bei Fischen noch eine größere Mannigfaltigkeit auch dieser Organe besteht, indem bald Endknospen, bald als Nervenhügel bezeichnete Gebilde erscheinen, so tritt von den Amphibien an eine größere Gleichförmigkeit auf. Es liegt aber in jener anderen Erscheinung durchaus keine principielle Differenz, und selbst wenn die Sinneszellen mehr zerstreut angeordnet erscheinen, hat man doch auch das Bestehen von Übergängen zu beachten, welche die verschiedenen Zustände verknüpfen. In wie fern auf jenen morphologischen Differenzen auch die functionelle Verschiedenheit beruht, ist nicht zu bestimmen, eben desshalb sind auch jene Distinctionen von minderem Werthe.

Die Sinneszellen in axialer Lage mit peripherischen, einen Mantel darstellenden, meist breiteren Stützzellen erscheinen die *Einzelorgane* von den Amphibien an in wenig bedeutenden Verschiedenheiten. Am freien Ende bieten die Sinneszellen ein stäbchenförmiges Stück, welches der Mundhöhlenflüssigkeit zugängig ist. Die Organe sind durchweg in das Epithel eingebettet, mit ihrer Basis der Bindegewebsschicht der Schleimhaut angrenzend, welche sich nicht gegen das Organ zu erheben pflegt. In der Mundhöhle sind sie theils auf der Zunge, theils am Gaumen verbreitet. An ersterem Orte sind meist Papillen ihre Träger. Bei Reptilien sind die der Lacertilier am genauesten bekannt. Reiche Verbreitung besitzen sie bei *Säugethieren*, wo außer an Zunge und weichem Gaumen auch hinter demselben ihr Vorkommen constatirt ist. Die Schleimhautpapillen dienen auch hier als Träger, besonders die in den Papillenstöcken der Zunge bestehenden Modificationen. Sie nehmen hier weniger die freie Oberfläche der keulenförmigen Papillen ein, als geschütztere Stellen. Das spricht sich vorzüglich an den Papillae circumvallatae und foliatae aus. An beiden sind es die Einsenkungen, an deren Wänden sie stehen, die Vertiefung, aus welcher die Papilla circumvallata sich erhebt, oder die Wände der Spalten zwischen den Lamellen der Blätterpapillen (vergl. Fig. 536).

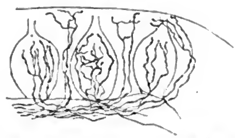
Fig. 536.



Schnitt durch die Papilla foliata des Kaninchens. (Nach TH. W. ENGELMANN.)

In diesem Verhalten dürfte es sich nicht bloß um Schutz der Organe, sondern auch um Sicherung resp. Steigerung der Leistung handeln, indem die Organe in den Rinnen oder Spalten, gegen welche sie mit ihren sensiblen Enden gerichtet sind, mit den zu prüfenden Substanzen, sei es Flüssigkeit, seien es weiche Materialien, einer dauernden Einwirkung ausgesetzt sind.

Fig. 537.



Drei Sinnesorgane von einer Papilla foliata des Kaninchens mit den betreffenden Nerven. (Nach G. RETZIUS.)

Bezüglich der Innervation sei noch ein Punkt berührt, welcher durch neuere Untersuchungen allmählich hervortrat. Indem die älteren Angaben von dem basalen Zutritte von Nervenfasern zu den Sinneszellen durch die neuere Untersuchungstechnik keine Bestätigung fanden, dürfte eine intercelluläre Vertheilung auch für die axialen Formelemente bestehen, wie sie zweifellos auch den Stütz- und Deckzellen zukommt (vergl. Fig. 537), an welche aus einem basalen Nervengeflecht Fibrillen zu den Einzelorganen sich ablösen, sowie auch solche zu den zwischen den letzteren befindlichen Epithelstrecken zu unterscheiden sind¹). Dieser Zustand wird ebenso bei den anderen integumentalen Sinnesorganen angegeben, so dass für sie sämmtlich die Entstehung aus dem Integument wahrscheinlich wird, aus

jenem primitiven Zustand, in welchem die Bahnen der Hautnerven sämmtlich intercellular erscheinen (vergl. auch S. 854).

Indem von den übrigen Sinnesorganen ein Theil sich gleichfalls in jenen Verhältnissen zeigt, während bei einem anderen die betreffenden Nervenbahnen basal den Endorganen zugehen, ergiebt sich daraus eine bedeutende Differenz, welche uns zunächst Anlass giebt, die aus der Genese entnommenen Kriterien für die schärfere Scheidung dieser Organe zu benutzen.

Die Verbreitung der oben beschriebenen Organe, die man mit verschiedenen Benennungen (Geschmacksknospen, Geschmacksbecher etc.) versehen hat, ist unter den *Sauropsiden* eine beschränkte, indem sie einigen Abtheilungen derselben fehlen sollen. Ob, wie angegeben wird, Pacini'sche Körperchen dafür auftreten, lassen wir dahingestellt sein. Jedenfalls kann dadurch kein functioneller Ersatz geleistet werden. Bei bedeutender Verhornung im Epithel der Mundhöhle und an der Zunge ist das Zurücktreten der eine »feuchte« Schleimhaut voraussetzenden Organe sehr begreiflich, und das würde speciell auf die Vögel zu beziehen sein.

Bezüglich der Sinnesorgane der Mundhöhle s. die Handbücher der Gewebelehre, ferner POULTON, Quart. Journal of Micr. Sc. Vol. XXVII. F. TUCKERMANN, Journal of Anat. and Phys. Vol. XXII. Journal of Morphol. Vol. II. S. auch W. A. NAGEL, Vergleichend-physiolog. u. -anatom. Untersuch. über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. 1894. Bibliotheca zoolog. No. 18.

II. Vom Hörorgan.

Verhalten bei Wirbellosen.

§ 237.

Die Thatsache, dass in dem Hörorgan der Vertebraten Concremente oder krystallinische Bildungen aus anorganischer Substanz (*Otolithen*) vorhanden sind, hat auch Organgebilde niederer Thiere mit solchen anorganischen Einschlüssen als *Hörorgane* betrachten lassen. Solche Organe in höchst mannigfacher Art zusammengesetzt, wie die neuere Forschung sie kennen lehrte, nehmen mit anderen Sinneswerkzeugen den Scheibenrand des Körpers der *Medusen* ein, in meist sehr regelmäßiger Vertheilung. Bald sind es einen Otolithen oder deren mehrere umschließende Bläschen (Randbläschen der Leptomedusen), bald kolbenförmige Gebilde (der Trachymedusen), in welchen wieder Otolithen vorhanden, welche ectodermaler Abstammung sind, während sie im ersteren Fall aus ectodermalen Zellen sich herleiten. Das die Randbläschen auskleidende Epithel ist local modificirt und trägt haarartige Fortsätze, sogenannte Hörhaare, welche bei den anderen äußerlich vorkommen. Zusammengesetzter sind die Organe der acraspeden Medusen, in denen wieder ein kolbenförmiges, Otolithen umschließendes Gebilde (Rhopalium) besteht. Ein Blick auf das Verhalten der *Ctenophoren* lässt noch fernere Besonderheiten hervortreten. Hier liegt das Organ am aboralen Körperpole und besteht aus einem Otolithenhaufen, welcher durch vier zu diesem tretende cuticulare Fortsätze mit **S**-förmiger Krümmung frei getragen wird. Vom Rand des eingesenkten, mit einem

Sinnesepithel überkleideten Bodens der Gesammtbildung geht ein dünnes Dach über den Otolithenhaufen. Auch weiter nach außen kommen an der Körperoberfläche noch besondere, nicht mit einiger Sicherheit zu deutende Einrichtungen vor, die wir hier übergehen.

Ob diese Organe zur Wahrnehmung von Schallschwingungen dienen, ist in hohem Grade zweifelhaft, so dass die Vorstellung, es lägen hier dem Organismus *die jeweiligen statischen Zustände* des Körpers zur Perception bringende Organe vor, gewiss berechtigt ist zur Geltung zu kommen.

In ähnlicher Weise werden auch die bei *Crustaceen* vorhandenen sogenannten Hörorgane beurtheilt, die bei Decapoden an den Basen des vorderen Antennenpaares liegen und auf einer grubenförmigen Einsenkung des Integuments beruhen. Sie erhalten sich theils offen, am Eingang Borsten tragend, und enthalten Sandtheile, theils sind sie geschlossen und bergen Concremente. In beiden Fällen entspringen vom Grunde Hörhaare, welche die festen Contenta erreichen und mit dem nervösen Apparat in Zusammenhang stehend von Erschütterungen der letzteren Perceptionen zu vermitteln mögen.

In engerer Verbindung mit dem Integument bestehen bei den *Insecten* Organe für acustische Wahrnehmung. Sie erscheinen als Umgestaltungen indifferenterer Sinnesorgane an sehr verschiedenen Regionen des Körpers. Wie bei jenen eine Nervenfaser zu einer peripheren, dem Integument angehörigen Nervenzelle tritt, von welcher eine Fortsatzbildung ausgeht, so finden sich hier mehr oder minder vom Integument abgerückte Nervenzellen mit einem schlauchförmigen Aufsatz, in welchen von der Zelle her ein Stiftchen als Endorgan einragt. Diese Gebilde (*Scolopophoren*) stellen sich in Bündeln oder in reihenweiser Anordnung dar, mit dem Integument oder mit einem Strang im Zusammenhang, welcher am gleichen Körper- oder auch Gliedmaßen-Metamer am Hautskelet befestigt ausgespannt ist. Diese *Chordotonalorgane* finden sich in mancher Modification am Rumpfe wie an den Gliedmaßen. Eine besondere Ausbildung empfangen sie durch eine vom Hautskelet gelieferte Bildung. In einem Chitinrahmen erscheint eine Chitinmembran, welche, sogar durch Muskeln spannbar, den Apparat der Scolopophoren angeschlossen hat. Auch das Tracheensystem nimmt mit einer Blasenbildung an diesem Organ Antheil. Solche *Tympanalorgane* sind bei den Orthopteren verbreitet (Grillen, Heuschrecken), bald an den Beinen, bald an Rumpfsegmenten vorhanden. Wir erfahren daraus, dass in der Regel indifferente Integumentstrecken in sehr differenzirte Organe sich umzubilden im Stande sind.

Im Gegensatz zu solchen, bei aller hochgradigen Differenzirung doch nicht zu einer gewissen Stabilität innerhalb größerer Abtheilungen gelangten Organen stehen andere, schon bei manchen *Würmern* auftretende, welche gleichfalls aus dem Integument entsprungen sind. Während bei einigen (rhabdocölen Plattwürmern) unpaare, dem Vordertheil des Körpers eingebettete und dem Centralnervensystem angelagerte Bläschen, welche Otolithen führen, noch nicht der Reihe zu höheren Zuständen leitender Einrichtungen angehören, dürfen *paarige* bei einigen Anneliden vorhandene Hörbläschen (*Otocysten*) hierher gerechnet werden (Areni-

cola, Amphiglene, Terebellen und Serpula). Die Organe liegen im Kopfsegment. Ebenfalls im Kopftheil des Körpers, oder doch dem centralen Nervensystem benachbart, finden sich die Otocysten der *Mollusken*, bei denen sie nur den Chitonen und Solenogastren abgehen.

Die Bläschen führen einen einzelnen oder zahlreiche Otolithen und lassen als Auskleidung cilientragende Zellen und solche mit starren Fortsätzen unterscheiden. davon die letzteren als Sinneszellen gelten. Der Nerv entstammt immer den Gehirnganglien (wie unter den Anneliden bei Arenicola), auch dann, wenn die Bläschen den Pedalganglien angelagert sind (wie bei den Lamellibranchiaten). Das bedeutendere Volum der Otocysten bei den Heteropoden hat eine genauere Analyse der Wandstructur gestattet. Es sei daraus nur hervorgehoben, dass der Antrittstelle des Hörnerven gegenüber eine Area mit höheren, aber kürzere, straffe Haare tragenden Zellen besteht, während an der übrigen Fläche Büschel mit sehr langen, aber an ihrer Basis beweglichen, wohl aus Cilien hervorgegangenen Haaren vertheilt sind, welche den großen sphärischen Otolithen in seiner Lage erhalten. Dass außer acustischen Eindrücken auch andere für die Statik vermittelt werden. ist in hohem Grade wahrscheinlich.

Eine viel höhere Stufe ist bei den *Cephalopoden* erreicht. Die Otocyste ist hier ventral gelagert und der anderseitigen benachbart in den Kopfknorpel eingeschlossen und zeigt mit diesen neuen Beziehungen eine veränderte Form. Auch an der Knorpelkapsel durch Vorsprünge ausgesprochene Einbuchtungen des membranösen Theils lassen einzelne unter einander zusammenhängende Räume entstehen, die bei den Octopoden nur angedeutet sind. während Decapoden complicirter sich verhalten. An der oberen und inneren Wand liegt eine epitheliale Verdickung, die Hörplatte, wie eine weiter unten folgende Hörleiste durch haartragende Zellen dargestellt. Jeder dieser Theile empfängt einen Zweig des Hörnerven. Auf der Hörplatte liegt ein eigenthümlich gestalteter Otolith. Ein wimpernder, in den Binnenraum mündender Canal ist der Rest des Zusammenhangs des Organs mit dem Integument, von dem er sich abgeschnürt hat. Die Sonderung der beiderlei Endapparate spricht für eine functionelle Differenz.

Zu den niederen Formen gehören die Hörorgane der *Tunicaten* schon durch ihre Unpaarigkeit. Bei Ascidienlarven schließt sich eine Otocyste dem Gehirn an (Fig. 448 *os*), die Cyclomyarier besitzen sie einseitig durch einen langen Nerven mit dem Gehirnganglion verbunden.

Von dem Hörorgan der Wirbelthiere.

A. Labyrinth. (Inneres Ohr.)

§ 238.

Die *Otocyste*, welche wir bei Wirbellosen in verschiedenen Abtheilungen vorkommen sahen, bildet bei Wirbelthieren den Ausgangspunkt für die Entstehung eines complicirteren Apparats, welcher an bestimmten Theilen die Endgebilde des Hörnerven trägt. Dass sie ursprünglich dem Hautsinnesapparat angehört, im Gebiet

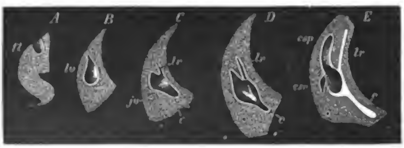
jenes Apparats entstand (Mitrophanow), ist sehr wahrscheinlich (S. 857). Auf die Complication der aus dem Hörbläschen entstehenden Räume gründet sich die Benennung *Labyrinth*. Wie schon bei den Cephalopoden die Buchtungen der Otocyste nur unter dem Schutz und der Theilnahme des stützenden Kopfknorpels entstehen konnten, so ist auch bei den Vertebraten *die Betheiligung des knorpeligen Kopfskelets als Kapsel der Otocyste und ihrer Producte für die letzteren ein bedingendes Moment.*

Solche Verhältnisse mag man als Vorläufer betrachten, aber nicht als Anfänge, denen eine continuirliche Fortsetzung in das Vertebraten-Phylum zukommt. Der erste Zustand ist eine epitheliale Verdickung in einer Einsenkung des Integuments, und darin besteht die Übereinstimmung mit den Hautsinnesorganen, die nach Sonderung der Epithelstrecke auf jener Stufe verbleiben, indess das zum Hörorgan werdende einen weiten Weg zurücklegt. Auf diesem Weg erscheinen die Complicationen und es kommt auch dem Nerven eine Ausbildung zu, die ihn als *Hörnerv* vom Facialis sich sondern lässt.

Dass ein integumentales Sinnesorgan den Ausgangspunkt abgab, erfahren wir auch aus dem *feineren Verhalten der percipirenden Apparate.* Wo solche in den verschiedenen Theilen des Labyrinths bestehen, zeigt die mehrschichtige epitheliale Verdickung, die sie repräsensirt, größere Elemente als Hörzellen, welche in der Regel haarartige Fortsätze tragen. Zu diesen Zellen treten die Fasern des Acusticus nicht direct, sondern sie verzweigen sich im Epithel *intercellular* in feine Fibrillen, welche wahrscheinlich zu den Hörzellen gelangen. So unterscheidet sich das terminale Verhalten des Acusticus wesentlich von jenem des Olfactorius und kommt mit dem überein, welches für die indifferenteren Verhältnisse des Integuments, wie auch an den Hautsinnesorganen bekannt ist. Bei den Acraniern fehlt mit den Hautsinnesorganen auch das Hörorgan in jener Anlage, und dieses gemeinsame Fehlen ist schwerlich ohne Bedeutung.

Allen *Cranioten* kommt gemeinsam die erste Genese des Hörbläschens zu. Beiderseits erfährt eine Stelle des Integuments in der Gegend des Nachhirns eine

Fig. 538.



Entwickelung des Labyrinthes beim Hühnchen. *A—E* senkrechte Querschnitte der Schädelanlage. *fl* Labyrinthgrube. *lv* Labyrinthbläschen. *c* Anlage der Schnecke. *lr* Ductus endolymphaticus. *csp* hinterer Bogengang. *cse* äußerer Bogengang. *jv* Jugularvene. (Nach Reissner.)

ectodermale Verdickung, die allmählich sich einsenkt und zur Grube wird (Fig. 538 *A*). Mit einem weiteren Eindringen bildet der ectodermale Zusammenhang einen Canal, die Grube ein Bläschen, die *Otocyste*, welche durch jenen, den Recessus

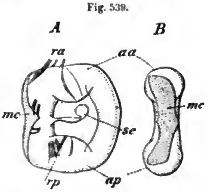
labyrinthi oder *Ductus endolymphaticus* (*lr*), nach außen communicirt, bis zumeist eine Abschnürung stattfindet (*C*). Dann bleibt nur ein Rest jenes Ganges als Zeugnis der Genese des ganzen Organs aus dem Ectoderm.

Aus der Ontogenese darf geschlossen werden, dass eine Strecke des Integuments, welcher der spätere Hörnerv zugetheilt war, den indifferenten Anfang bildete, an welchen sich die Reihe der späteren ontogenetischen Stadien phylogenetisch anschloss. Von solchen Zuständen ist nichts mehr bei den lebenden Vertebraten realisirt, sie werden bei deren Vorfahren bestanden haben. Wenn aber sonst ein ähnliches Gehörbläschen besteht, so ist doch dessen Innervation ein Hindernis für die Vergleichung und es besteht zwischen diesen Bildungen keine sichere begründbare Homologie. Jedenfalls fehlen vermittelnde Zustände gänzlich.

Wie die für sich betrachteten Thatsachen liegen, könnte aus ihnen ein polyphyletischer Ursprung der Otocyste leicht gefolgert werden, und da bei Acraniern keinerlei hierher gehörige Bildung bekannt ist, ergäbe sich für die Vertebraten eine autophyletische Entstehung derselben. Ich möchte aber doch nicht die Annahme einer solchen als etwas Abschließendes gelten lassen, betrachte sie vielmehr nur als den Ausdruck der Unzulänglichkeit unserer Erfahrung, welcher, wie so vielfach früher bestandene, nothwendig vorauszusetzende Übergangszustände mangeln. Jedenfalls ist der Schluss, weil Amphioxus eines Hörorgans entbehrt, müssen es auch die niedersten Vertebraten noch nicht besessen haben, ein falscher, denn Amphioxus ist nur Ein Repräsentant niederer Vertebraten, und es ist nicht zu begründen, dass er der einzige war.

Die Otocyste tritt bei den Cranioten nur als ontogenetisches Stadium auf. Sie erfährt bereits bei den Cyclostomen Umbildungen, welche ein Labyrinth entstehen lassen. *Die Otocyste wird zum Labyrinthbläschen.* Das vom Ectoderm stammende Epithel bildet die Auskleidung der Räume, eine mesodermale Bindegewebsschicht den äußeren, zugleich die Verbindung mit der Skeletumgebung vermittelnden Überzug, in welchem Lymphräume auftreten. Deren Inhalt ist die sogenannte *Perilymphe*. Die bei *Cyclostomen* bestehende Verschiedenheit in der Ausbildung des Labyrinths lässt einen niederen und einen höheren Zustand erkennen. Der erstere kommt den *Myxinoiden* zu. Hier erscheint ein länglicher, weiterer Raum als Haupttheil, da er eine ziemlich ausgedehnte Endplatte des Acusticus (*Macula acustica*) trägt (Fig. 539 *mc*). Wir bezeichnen diesen Theil als *Saccus communis*. In der Mitte seiner Höhe mündet der mit einer terminalen Anschwellung versehene Ductus endolymphaticus. Oben und unten setzt sich der Saccus in einen einheitlichen Canal fort, einen *Bogengang*, der an seinen beiden Mündungen in den Saccus je eine Erweiterung (*Ampulla*) (Fig. 539 *A*, *B*, *aa*, *ap*) besitzt. In beiden Ampullen nehmen Acusticuszweige auf nach innen vorspringender Leiste ihre Verbindung mit Endapparaten.

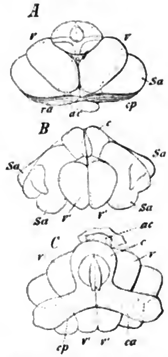
Fig. 539.



Gehörorgan von Myxine glutinosa. *A* von oben und innen. *B* von innen und unten. *aa* Ampulla anterior. *ap* Ampulla posterior. *mc* Macula communis. *ra*, *rp* Ramus anterior et posterior acustici. *se* Sinus endolymphaticus. (Nach G. Retzius.)

Die bei *Petromyzonten* gegebenen Einrichtungen des Labyrinths stehen im Allgemeinen mit der vorher dargestellten in Connex. Aber an der Stelle des einfachen Saccus finden sich zwei ziemlich gleichartige als vorderer und hinterer unterschieden (Fig. 540). Man darf annehmen, dass sie aus einer Theilung des Saccus communis hervorgingen, zumal sie mit einander durch eine weite Öffnung communiciren, so dass noch der Rest eines Saccus communis erhalten ist. Von jedem der beiden als »Vorhofsäckchen« aufgefassten Räume besteht ein Fortsatz in einen weiten Canal, welcher eng dem ersteren angeschlossen ist. Wie die Säckchen in ihrer Lage zum gesammten Labyrinth als vorderes und als hinteres zu bezeichnen sind, ebenso werden auch jene Gänge unterschieden: *vorderer* und *hinterer Bogengang* (Fig. 540 *C, ca, cp*). Beide convergiren in einen lateral gerichteten, gewölbten Abschnitt, die Commissur (*B, C, c*), wo eine eigenthümliche Scheidewandbildung besteht, von wo aber auch eine ziemlich complicirte Verbindung mit dem Raume der Säckchen stattfindet. Andererseits beginnt jeder Bogengang mit einer dreitheiligen Erweiterung (Ampulla trifida, JOH. MÜLLER). Von diesen entsprechen aber nur die mittleren einer Ampulle (KRIST), während die beiden anderen, eine mediale und eine laterale, mehr den Säckchen zuzurechnen sind. Endlich geht von den letzteren, resp. von deren gemeinsamer Partie, ein »sackförmiger Anhang« aus, welcher medial und ventral gerichtet ist. Wenn das gesammte Organ auch äußerlich eine gewisse, im vorderen und hinteren Abschnitt sich ausdrückende Symmetrie darbietet, so ist diese doch durch die inneren Befunde keine allgemeine, und hier bestehen, namentlich an den Communicationen, ziemlich complicirte Verhältnisse. Als Nervenendigungen ergeben sich eine einheitliche *Macula acustica* im Rest des Saccus communis und *Cristae acusticae* in den Ampullen. Auch dem sackförmigen Anhang kommt in einer hügeligen Einragung eine Nervenendigung zu (G. RETZIUS).

Fig. 540.



Labyrinth von Petromyzon fluviatilis. *A* medial. *B* lateral. *C* von oben. *ac* Acusticus. *V, V'* Vestibulum. *Sa* Seitenabtheilungen der Ampulla trifida. *c* Commissur. *ra, cp* Ramus anterior, Ramus posterior acustici (in Fig. *A*). *ca* vorderer Bogengang. *cp* hinterer Bogengang (in Fig. *C*). (Nach G. RETZIUS.)

Die Cristae zerfallen je in zwei größere Abschnitte, die durch einen schwachen Vorsprung getrennt sind. In den Bogengängen zieht an der concaven Seite eine epitheliale Verdickung (*Raphe*), welche wohl einer Abschnürungsstelle von den Säckchen entspricht. Dieselbe Stelle höheren Epithels treffen wir allgemein auch in den Bogengängen der Gnathostomen. Dass die beiden Bogengänge von Petromyzon zusammen dem einfachen von Myxine homolog seien (G. RETZIUS), erscheint durch die beiden Ampullen des letztgenannten begründet. Ich möchte aber dieses doch nicht derart auffassen lassen, dass der Bogengang von Myxine sich getheilt habe, weil das Zustandekommen einer zwischen beiden Ampullen aus dem einfachen Bogengange entstandenen Verbindung mit dem vestibularen Theile des Labyrinths

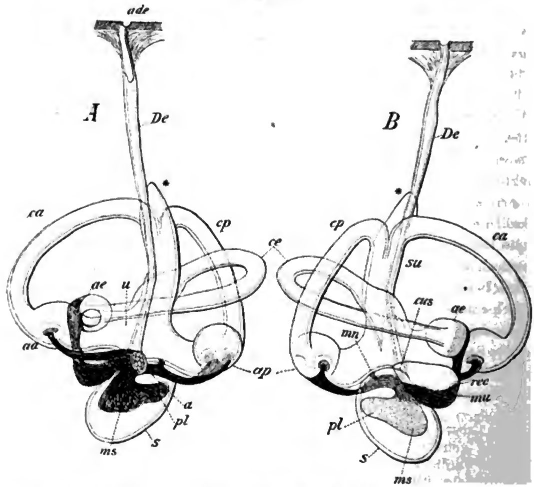
nicht sicher begründbar ist. Vielmehr wird das Verhalten bei Petromyzon nur aus einem Zustande stammen, in welchem der bei Myxine einheitliche Bogengang in seiner Gesammtheit eine taschenförmige Ausbuchtung vorstellt, die bei Myxine in den einfachen Bogengang überging, während sie in der anderen Abtheilung der Cyclostomen, in zwei Taschen gesondert, die beiden Bogengänge von Petromyzon entstehen ließ. Das differente Verhalten des Labyrinths bei den Cyclostomen weist somit auf weit zurückliegende Zustände.

Außer JOH. MÜLLER (Myxinoiden. Fortsetzung 1838) s. ECKER, Untersuch. zur Ichthyolog. Freib. 1859. PH. OWSJANNIKOW, Über das Gehörorgan von Petromyzon fluviatilis. Mém. Acad. impériale de St. Pétersbourg. T. VIII. 1864. H. KETEL, Das Gehörorgan der Cyclostomen. in HASSE, Anatom. Studien. 1873. G. RETZIUS, Das Gehörorgan der Wirbelthiere. Stockholm 1881.

§ 239.

Am Labyrinth der *Gnathostomen* sind neue Differenzirungen erfolgt, welche bis zu den höchsten Abtheilungen weiter leiten. Die primitive Otocyste lässt zwei

Fig. 541.



Labyrinth von Chimaera monstrosa. *A* von der medialen, *B* von der lateralen Seite. *ca* vorderer, *cp* hinterer, *ce* äußerer Bogengang. *De* Ductus endolymphaticus. *ade* äußere Mündung desselben. *u* Utriculus. *S* Sacculus. *su* Sinus utriculi, bei * mit einer Ausbuchtung. *aa, ap, ae* Ampullen der Bogengänge. *rec* Recessus utriculi. *mu* Macula acust. utriculi. *ms* Macula acust. sacculi. *pl* Vorsprung derselben. *mn* Macula neglecta. *cus* Canalis utriculo-saccularis. *a* Nervus acusticus. (Nach G. RETZIUS.)

sackartige Gebilde entstehen, welche beide mit dem Ductus lymphaticus zusammenhängen können. Das eine, obere, ist der *Utriculus*, das andere, untere, der

Sacculus. Vom Utriculus gehen drei *Bogengänge* (sog. halbkreisförmige Canäle) aus, indem zu den zwei, schon bei Petromyzon vorhandenen, als *vorderer* und *hinterer* unterschieden, noch ein dritter, *äußerer* hinzukommt. Sie heben sich alle stark vom Utriculus ab, wenn sie auch ihre Anlagen in taschenartigen Ausbuchtungen desselben besitzen. Der neue, äußere Bogengang begründet jedoch keineswegs eine bloße Weiterbildung des Petromyzonbefundes, vielmehr ergiebt sich aus der Vergleichung jenes Cyclostomenlabyrinths, dass der mit dem der Gnathostomen gemeinsame Ausgangspunkt noch viel weiter zurückliegen muss. Die drei Bogengänge liegen in drei sich im Allgemeinen rechtwinkelig schneidenden Ebenen, der vordere und der hintere stehen vertical, der erstere in frontaler, der letztere in sagittaler Richtung. Der äußere nimmt eine horizontale Ebene ein. An jedem der Bogengänge besteht eine *Ampulle*, mit welcher er in den Utriculus mündet. Die Ampulle des vorderen Bogenganges findet sich an dessen vorderem Schenkel, die des hinteren am hinteren Schenkel desselben, während der äußere Bogengang seine Ampulle wieder am vorderen Schenkel besitzt. Gemeinsam ist die Mündung der ampullenlosen Schenkel des vorderen und des hinteren Bogenganges in einen *Sinus utriculi superior* (Fig. 541 *su*). Die Endigungsstellen des Hörnerven finden sich allgemein an den Ampullen, in welche *Cristae acusticae* sich einsenken, andere Endstellen bietet der Sacculus (*Macula acustica*), und auch der Utriculus an einen *Recessus utriculi* benannten vorderen Abschnitt, in welchem die Ampulle des vorderen Bogenganges mündet. Sacculus und Utriculus sind mit Otolithen versehen. Der Raum, welchen beide einnehmen, stellt das *Vestibulum* vor.

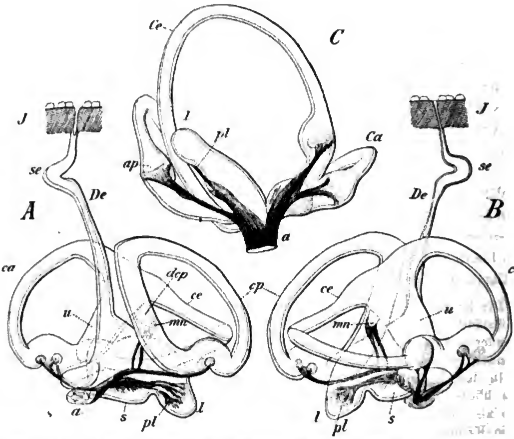
Die knorpelige Labyrinthkapsel erhält sich bei den Gnathostomen nicht mehr so selbständig, wie bei den Cyclostomen, bei denen sie nur in beschränktem Maße mit anderen Theilen des Knorpelcraniums verbunden war. Ihre bei den Gnathostomen noch ontogenetisch zu erkennende exclusive Beziehung als Labyrinthkapsel geht in dem Maße verloren, als sie mit der Ausbildung des Knorpelcraniums in dieses über- und aufgeht. Immer jedoch zeigt sich diese *Labyrinthregion des Craniums* als ein bedeutender Theil der Schädelwand. Die das häutige Labyrinth bergenden Räume sind diesem angepasst, wenn auch meist viel weiter, weil Lymphräume führend, und stellen das *knorpelige Labyrinth* vor. Ursprünglich gegen die Schädelhöhle knorpelig abgeschlossen und nur durch den Acusticus damit in Verbindung, bildet sich bei Fischen ein membranöser Verschluss aus, welcher in mannigfachen Graden besteht. Mit der Ossification des Craniums kommt diese auch der Labyrinthregion zu, aber es bleibt dann keineswegs bei den drei als ihr genuin betrachteten Knochen (Pro-, Epi- und Opisthoticum), vielmehr können, besonders bei Teleostei, auch andere Kopfknochen, selbst solche des Dermalskelets, in die Labyrinthbegrenzung einbezogen sein.

Die Ausbildung der Bogengänge erhält sich in bedeutendem Umfange bei den Fischen fast allgemein. Aber die Vereinigung des vorderen und des hinteren Ganges im Sinus utriculi superior fehlt den Selachiern, und der Canalis posterior hat eine Ringform erlangt und mündet durch einen besonderen Ductus in den Sacculus (Retzius). An dem genannten Sinus kommt ein oberer Fortsatz zu bedeutender Ausbildung bei Chimaera (Fig. 541 *), bei vielen Teleostei nur eine Andeutung (Fig. 544 *ass*), welche bei anderen sowie auch bei Ganoiden fehlt. Eine ansehnliche

Volumsentfaltung des Utriculus und des Sacculus zeichnet die Dipnoer aus (Fig. 543), welche darin den Teleostei gleichkommen; doch trifft die Volumszunahme bei diesen überwiegend den Sacculus, was mit der Otolithenausbildung im Connex steht.

Wichtige Veränderungen ergeben sich aus der Vergleichung der verschiedenen Befunde des Sacculus, namentlich seines acustischen Apparates. Die Macula ist im einfachsten Zustande, wie ihn z. B. Chimaera darbietet, noch einheitlich, wenn auch ihr hinterer Abschnitt sich in eine Papille ausgezogen hat (Fig. 541 *pl*).

Fig. 542



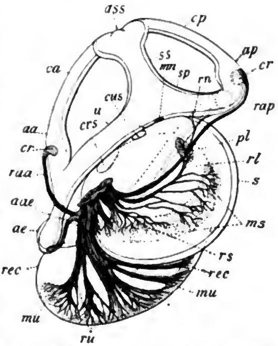
Labyrinth von Scyllium canicula. *A* von der medialen, *B* von der lateralen Seite, *C* von unten. *J* Integument. *se* Sinus des Ductus endolymphaticus. *dcp* Ductus canalis posterioris. *mn* Macula neglecta. *l* Lagena. *pl* Papilla acustica lagenae. Die anderen Bezeichnungen wie in vorhergehenden Figuren. (Nach G. Retzius.)

Diesem Theile begegnen wir als einem von der Macula gesonderten auch im Sacculus der Dipnoer, wo er nur eine Region des Sacculus einnimmt. Ähnlich auch bei Ganoiden, wo nur Lepidosteus die erste Spur einer Differenzirung noch am Sacculus erkennen lässt. Ausgesprochener tritt diese bei Selachiern auf (Fig. 542 *l*), und zwar mehr bei Rochen als bei Haien, und lässt damit ein Anhangsgebilde des Sacculus, die *Lagena*, entstehen, welche in verschiedenem Maße den Teleostei zukommt. In manchen Familien hat die Lagena sogar das Übergewicht über den Sacculus (Siluroiden, Cyprinoiden), der dann wie ein Anhang der Lagena erscheint, und beide sind weit nach hinten gerückt, durch einen längeren Canalis utriculo-saccularis dem Utriculus angefügt (s. Fig. 515). Mit der *Sonderung der Lagena aus dem Sacculus* und deren Papilla acustica aus der Macula acustica sacculi ist nicht nur

der betreffende Nerv in Sonderung getreten, sondern *es hat sich auch eine für die späteren Zustände des Wirbelthierlabyrinths höchst bedeutungsvolle Einrichtung angebahnt.*

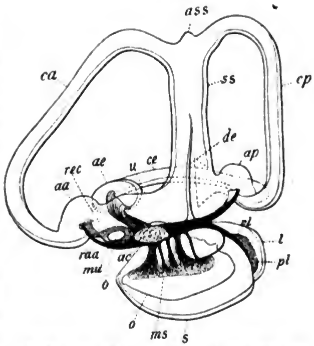
Die *Otolithen* bilden in den unteren Abtheilungen der Fische eine weiche, breiartige Masse, in welcher mikroskopische Krystalle aus kohlensaurem Kalk durch eine organische Substanz zusammengehalten werden. Diese gehen in Concretionen über, welche bald leicht zerbröckelnd (Acipenser), bald von fester Consistenz (Lepidosteus, Teleostei) sich darstellen. Sie erhalten dabei bestimmte, überaus mannigfache, aber für die Gattungen charakteristische Gestaltung in Anpassung an den betreffenden Labyrinththeil, wie er im Recessus utriculi, in der Lagena und im Sacculus besteht. Der Otolith des letzteren ist gewöhnlich der umfänglichste (in Fig. 544 *o* sind seine Umrisse angegeben) und kann eine außerordentliche Größe erreichen. Aber auch jener der Lagena gelangt in den angegebenen Fällen der Vergrößerung dieses Theiles zu ansehnlichem Umfange.

Fig. 543.



Labyrinth von **Protopterus annectens**, lateral. *cus* Canalis utriculo-saccularis. Andere Bezeichnungen wie früher. (Nach G. Retzius.)

Fig. 544.



Labyrinth von **Salmo salar**, medial. *ac* Acusticus. *o* Otolith. Andere Bezeichnungen wie früher. (Nach G. Retzius.)

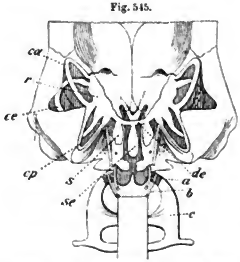
Durch die *Nervenendstellen* wird der percipirende Theil des Labyrinths von den anderen ausgezeichnet, und da erscheinen die Cristae acusticae der Ampullen als die conservativeren Gebilde, während die Maculae bedeutenderen Veränderungen unterworfen sind. Von der Macula sacculi ist schon der Abzweigung der Papilla acustica lagenae Erwähnung geschehen. Auch an der Acusticusverzweigung tritt jenes Verhalten hervor, und der Nervus lagenae gewinnt an Selbständigkeit. Er kommt von einem hinteren Theile des Acusticusstammes, der den Sacculus und die hintere Ampulle versorgt, während ein vorderer zu den beiden anderen Ampullen und zur Macula utriculi vertheilt ist. Aber noch

eine Endstelle findet sich im Labyrinth, und zwar an einer bestimmten Localität des Utriculus, die *Macula neglecta* (G. RETZIUS) (Fig. 541 *B, mn*). Zu ihr tritt ein Zweig des hinteren Ampullennerven, welcher auch von dem Nervus lagenae kommen kann. Eine Theilung dieser Macula in zwei kommt manchen Teleostei zu.

Der *Ductus endolymphaticus* als Verbindungscanal des Labyrinths mit dem Integument erhält sich nur bei den *Elasmobranchiern* in seiner völligen Continuität. gestreckten Verlaufs bei Chimären (Fig. 545 *de*), mit einer Winkelbiegung bei Selachiern (Fig. 542 *se*), wo er auch eine Erweiterung aufweist (*Saccus endolymphaticus*). Sie liegt bei den Rochen dicht unter dem Integument. Cilientragendes Epithel kleidet den Gang aus und Otolithen, mit jenen des Sacculus übereinstimmend, erfüllen ihn. In so fern aus der Communication nach außen auch eine Beziehung zu dem Inhalte des häutigen Labyrinths entspringt, verdient der Canal hier noch nicht seinen Namen, wenn man nicht annehmen will. dass er nur Endolymphe ausführt, und nicht etwa auch, wie wahrscheinlich, einer Wassereinfuhr dient. Im Labyrinth führt er zum Sacculus, bald unter allmählicher Erweiterung, bald schärfer abgesetzt. Die aus dem primitivsten Zustande des Labyrinths fortgesetzte Communication nach außen geht bei Ganoiden und Teleostei (Fig. 544 *de*) verloren und fehlt auch den Dipnoern, und von dem proximalen Theile erhält sich zumeist ein blind geendetes Stück. In neue Verhältnisse tritt der Rest des Canals bei Dipnoern, wie es wenigstens bei *Protopterus* der Fall ist. Jeder ist hier in einen langen Schlauch umgebildet, welcher, sich über das Nachhirn erstreckend, mit zahlreichen seitlichen Ausbuchtungen besetzt ist und damit die Rautengrube überlagert. Krystallinische, den Otolithen ähnliche Gebilde stellen den Inhalt der Schläuche vor (BURCKHARDT).

Von weiterer Verbreitung und größerer Bedeutung ist das Verhalten des Ductus endolymphaticus bei einem Theile der physostomen Teleostei, bei denen er sich basal mit dem anderseitigen verbunden hat und hier auch einen unpaaren Sinus nach hinten zu ausgehen lässt (Fig. 545 *se*). Die beiderseitigen Labyrinthe stehen dadurch mit einander in Communication, wie aus der Figur zu ersehen ist. Der den Sinus endolymphaticus enthaltende perilymphatische Raum zeigt Beziehungen nach außen, indem er seitlich durchbrochen ist, durch ein besonderes Skeletgebilde geschlossen, welches sich mit anderen ligamentös verbindet (Fig. 545 *a, b, c*). Das hinterste bietet eine Verbindung mit der Schwimmblase, welche dadurch Beziehungen zum Ohrlabyrinth erlangt. Diese Einrichtung trifft sich mit vielfachen Modificationen bei *Siluroiden*, *Gymnotinen*, *Characiniden* und *Cyprinoiden* ausgeführt, und die in sie einbezogenen Skelettheile bilden den Weberschen Apparat. Die 3—4 betheiligten Skelettheile stammen theils von Rippen, theils von oberen Wirbelbogen, und erscheinen in mannigfacher Form. Dass die ganze Einrichtung ursprünglich von der Schwimmblase ausging, die zum Labyrinth sich erstreckt hatte, ist durch Befunde bei Clupeiden wahrscheinlich geworden (SAGEMEHL).

Fig. 545.



Hinterer Theil des Craniums mit einem Theile der Wirbelsäule von einem Siluroiden (Macronus nemurus). Zur Darstellung des Labyrinths ist ein Theil des Schädeldaches entfernt. *se* Sinus endolymphaticus. *a, b, c* Theile der Wirbelsäule. Andere Bezeichnungen wie in Fig. 541. (Nach BRIDGE und HADDON.)

Hinsichtlich der functionellen Bedeutung dieser im Speciellen außerordentlich

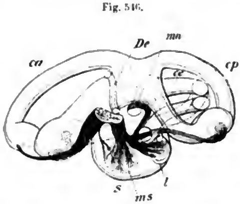
complicirten Organisation ist wohl sicher, dass sie nichts mit Gehörempfindungen zu thun hat. Die Schwimmblase ist ein hydrostatisches Organ, dessen gasförmiger Inhalt unter variablem Druckverhältnis steht. Der Weber'sche Apparat theilt diese Zustände in ihrem Wechsel den perilymphatischen Räumen des Labyrinths mit, und vermag sie dadurch dem Organismus zur Perception zu bringen (HASSE, BRIDGE und HADDON). Da aber jener Druck seinen Wechsel auf die mindere oder größere Tiefe des Aufenthaltes des Fisches gründet, wird die ganze Einrichtung mit der Locomotion im Zusammenhange stehen.

Die Mehrfachheit sowie die Verschiedenartigkeit der Endstellen des Acusticus lassen folgern, dass auch daran functionelle Differenzen geknüpft seien. Daraus ergiebt sich ein um so schwerer zu lösendes Problem, als acustische Perceptionen bei Fischen noch keineswegs festgestellt sind. Wie wir bei Wirbellosen manche der als Hörorgane angesprochenen Einrichtungen als der *Wahrnehmung statischer Zustände* des Organismus dienend auffassen durften, so tritt auch für die Wirbelthiere diese Frage auf, und zwar dürfte *in den Bogengängen der bezügliche Apparat zu sehen sein.*

Literatur: A. COMPARETTI, Observat. anat. de aure interna comparata. Patav. 1789. A. SCARPA, De auditu et olfactu. Ticin. 1778. E. H. WEBER, De aure et auditu hominis et animalium. P. I. De aure animalium aquatilium. Lips. 1820. G. BRESCHET, Rech. anat. sur l'organe de l'ouï des poissons. Mém. Acad. des sciences Savans Etrangères. Paris 1835. KRIEGER, De otolithis. Diss. Berolin. 1840. STEIFENSAND, Über d. Ampullen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1835. IBSEN, Atlas anat. auris internae. 1846. G. LANG, Das Gehörorgan der Cyprinoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIII. A. KUHN, Über das häutige Labyrinth der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. G. RETZIUS, Bau des Gehörlabyrinths. Anat. Unters. Stockholm 1872. Derselbe, Das Gehörorgan der Wirbelthiere. Bd. I. Stockholm 1881. C. HASSE, Das Gehörorgan d. Fische. Anat. Studien (op. cit.). Derselbe, Vergl. Morphol. u. Histolog. d. häut. Gehörorgans der Wirbelthiere. Supplement. Leipzig 1863. J. A. SMITH und G. RETZIUS, Das membr. Gehörorgan von Polypterus und Calamoichthys. in RETZIUS, Biolog. Untersuch. 1881.

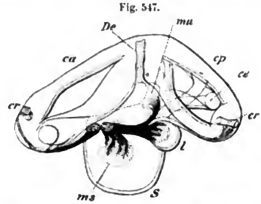
Den Amphibien bewahrt sich anscheinend die vollständige Umschließung des Labyrinths, wie wir sie bei Selachiern trafen, aber das Labyrinth selbst findet

Fig. 546.



Labyrinth von Siredon mexicanus, medial. Bezeichnungen wie in Fig. 544. (Nach G. RETZIUS.)

Fig. 547.



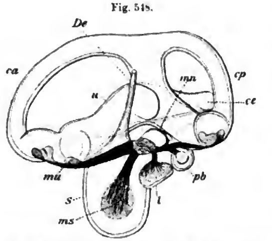
Labyrinth von Siren lacertina, medial. Bezeichnungen wie in Fig. 544. (Nach G. RETZIUS.)

dort keinen directen Anschluss, wenn auch in der Hauptsache die gleichen Bestandtheile wie bei den Fischen nicht zu verkennen sind. Ein Zusammenhang des perilymphatischen Raumes mit der Schädelhöhle ist aber dennoch vorhanden und

besteht in einem die mediale Labyrinthwand durchsetzenden Canal, dem *Ductus perilymphaticus* (HASSE), für welchen besonders bei Anuren manche Complicationen bestehen. Der Mehrzahl der Fische gegenüber treten die Bogengänge in gemindertem Umfange ihres Verlaufes auf, und scheinen unter bedeutender Verkürzung des Sinus utriculi superior in ihrem Complexe flacher. Weniger trifft sich das bei Anuren (Fig. 548), mehr bei Urodelen (Figg. 546, 547) ausgesprochen. Wir werden wohl die aus der Vergleichung mit den Fischen sich ergebende Erscheinung mit einer Minderung der functionellen Bedeutung der Bogengänge im Zusammenhang stehend ansehen dürfen, und dabei die Änderung des Aufenthaltes als Causalmoment gelten lassen. Dass ein Theil der Amphibien wieder dem Wasserleben zugeführt ist, kann nichts an der Hauptsache ändern.

Von den schon bei den Fischen erworbenen Einrichtungen erhält sich die *Macula neglecta*, durch einen Zweig des hinteren Ampullennerven versorgt (Fig. 548 *mn*). Sie ändert aber ihre Lage, indem sie, wie schon bei manchen Fischen, gegen die Mündung des Canalis utriculo-saccularis oder an die Wand desselben gerückt ist (Perennibranchiaten) und an der Sacculusmündung eine Ausbuchtung einnimmt, die man auch dem Sacculus zuschreiben kann (Caducibranchiaten und Anuren). Im Bereiche der Lagena ist der Fortschritt der Sonderung erst bei den Caducibranchiaten erkennbar, indem hier ein Theil der Papilla acustica lagenae nach dem oberen Ende der Lagena gerückt ist und die *Papilla acustica basilaris* vorstellt, der man in weiterer Sonderung auch bei Anuren begegnet (*pb*). Sie liegt auf einer als *Pars basilaris* unterschiedenen kleinen Fläche der Labyrinthwand, die hier mit ihrem Rande an einem Knorpelrahmen befestigt wird. Die Endstellen von Nerven im Labyrinth sind jetzt *zweifacher* Art. *Eine erhält eine Verbindung mit dem Cranium, während alle anderen* einer solchen ermangeln, und diesen Zustand fernerhin beibehalten. In jener Verbindung liegen die Vorstufen für wichtige, neue Entfaltungen, die im Bereiche der Amnioten zum Ausdruck kommen.

Fig. 548.



Labyrinth von Rana esculenta, medial. *pb* Papilla basilaris. Das Übrige wie in vorhergehenden Figuren. (Nach G. RETZIUS.)

Auch der *Ductus endolymphaticus* bleibt nicht in einfachem Verhalten. Vom Sacculus abgehend, durchsetzt er einen Canal der Labyrinthwand (*Aquaeductus vestibuli*) und erweitert sich in der Schädelhöhle zu einem bedeutenden, das Gehirn umfassenden Sacke. Eine Fortsetzung in den Rückgratcanal entsendet mit den Spinalnerven austretende Ausbuchtungen, mit kleinsten Kalkkrystallen gefüllt, die bei Fröschen als »Kalksäckchen« gekannte Bildungen darstellen. Im Labyrinth selbst erhalten sich *Otolithen*, wie bei den niederen Fischen, und es kommt nicht mehr zu festen Concrementen.

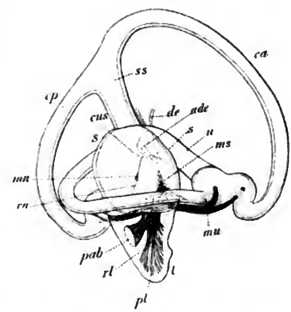
Literatur: WINDISCHMANN, De penitiori auris in Amphibiis structura. Diss.

1831. C. Hasse, Der Bogenapparat u. Steinsack der Frösche. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVIII. Derselbe, Das knöcherne Labyrinth des Frosches. Anat. Stud. (op. cit.). Derselbe, Über d. Bau d. Gehörorgans von Siredon. Anat. Stud. G. Retzius, op. cit. Bd. I. Sarasin, op. cit.

§ 240.

Von den *Amnioten* ergeben sich schon bei Reptilien mächtige Differenzen in der Ausbildung des Labyrinths, das trifft sich schon im Umfang der Bogengänge. Sie sinken zwar bei der immer bestehenden Ausbildung des Sinus utriculi superior nie so tief wie bei Urodelen, sind aber bei Schildkröten, theilweise auch bei Schlangen, von geringerer Entfaltung, die sich auch bei manchen Sauriern erhält. Am niedersten erscheinen in dieser Hinsicht die Chamaeleonten. Bei Sphenodon kommt ein Überwiegen des vorderen Bogengangs zu Stande (Fig. 551), welches auch bei Crocodilen waltet und bei manchen Eidechsen (Fig. 549) sehr ausgeprägt ist (Iguana). Wir werden es noch weiter fortgesetzt bei den Vögeln antreffen, im Gegensatze zu den Säugethieren, deren hinterer Bogengang der längste ist.

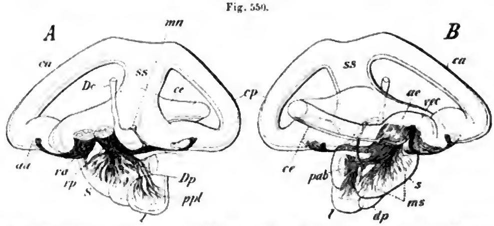
Fig. 549.



Labyrinth von Iguana tuberculata, lateral. Bezeichnungen wie an früheren Figuren. (Nach G. Retzius.)

Vom unteren Theil des Labyrinths tritt der Sacculus an der Außenseite des Utriculus empor, nach Maßgabe seiner Größenzunahme, welche bei Schildkröten

Fig. 550.

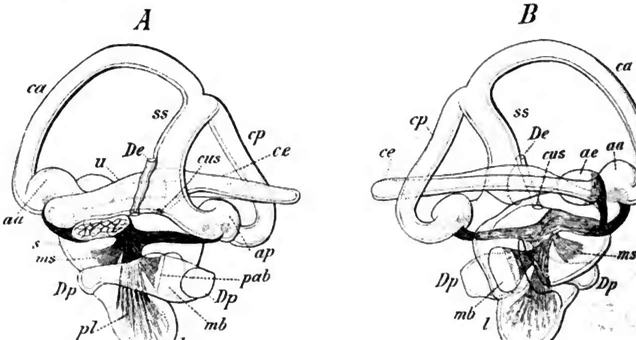


Labyrinth von Emys lutraria. *A* medial. *B* lateral. *Dp* Ductus perilymphaticus. Andere Bezeichnungen wie an früheren Figuren. (Nach G. Retzius.)

und manchen Schlangen nicht unbedeutend ist (Python). Durch die Lageänderung des Sacculus kommt auch die Verbindung mit dem Utriculus in eine andere Lage

und ist an letzterem nach unten und außen gerückt. Die mit der Lagena abschließende Ausstülpung des Sacculus liegt bei Schildkröten am hinteren, unteren Umfang der letzteren, wie bei Urodelen, während sie den Ophidiern mehr nach außen und unten zukommt. Zugleich ist hier die Verbindung mit dem Sacculus zu einem kurzen Canal gestaltet (*C. reuniens*). Die Lagena selbst mit ihrer Papilla acustica übertrifft in den genannten Abtheilungen die andere in der Papilla basilaris bestehende Nervenendigung und kommt mehr mit dem Verhalten der Anuren überein, indem eine *Membrana basilaris* zur Ausbildung gelangt, auf welcher die gleichnamige Papilla ihre Lage hat. Dieser aus dem Sacculus sich sondernde Complex zeigt sich bei Sphenodon (Fig. 551) und einem Theil der Eidechsen in geringem Fortschritt der Ausbildung, während durch das Überwiegen der Papilla basilaris über jene der Lagena eine neue Organisation beginnt. Die einfache Papilla basilaris (Iguana) (Fig. 549 *pab*) theilt sich in zwei (Lacerta, Psammosaurus), oder verlängert sich (Platydactylus, Plestiodon, Egernia), womit die Gestaltung der Membrana basilaris gleichen Schritt hält. Damit tritt zugleich eine leichte Krümmung der letztgenannten Theile auf, und *wir erkennen darin den ersten Zustand der Schnecke.*

Fig. 551.

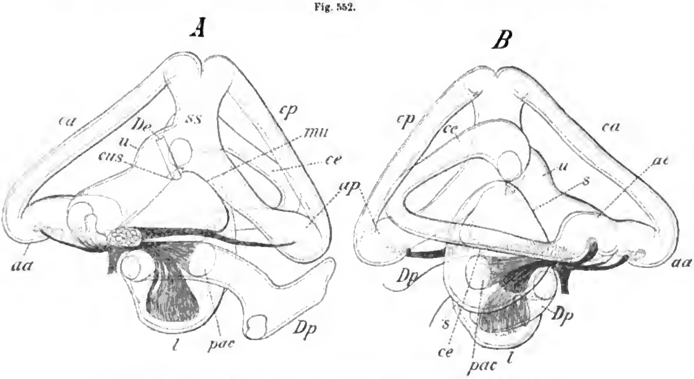


Labyrinth von Sphenodon punctatum. *A* medial. *B* lateral. Bezeichnungen wie früher. (Nach G. Retzius.)

Mit dem Hervortreten dieses Organs hat die noch bei niederen Amphibien und auch bei Schildkröten umfängliche Macula sacculi (*ms*) eingebüßt, wenn sie auch nicht als rudimentär bezeichnet werden kann. Auch für den Ductus perilymphaticus sind manche Veränderungen eingetreten, die wir hier übergehen, um uns dem wichtigsten Bestandtheil des Labyrinths zuzuwenden. Durch die ventrale Stellung der Lagena kommt schon bei Sphenodon (Fig. 551) wie bei den Eidechsen die

Richtung zum Ausdruck, welche diese Labyrinththeile hier einschlagen; die vorausgehende Lagena von der ihr angeschlossenen Papilla basilaris gefolgt. Beides sind Theile einer Räumlichkeit, welche vom Sacculus ausgeht. Wir nennen diesen Canal, weil aus ihm die Schnecke hervorgeht, *Ductus s. canalis cochlearis*, seine Verbindungsstrecke mit dem Sacculus ist der *Canalis reuniens* (Fig. 553 *csc*). Er ist bei Crocodilen lang, ventralwärts erstreckt, und dabei etwas spiralig gebogen

Fig. 552.

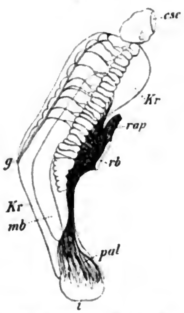


Labyrinth von Vipera Rhinoceros. *A* medial. *B* lateral. *pac* Papilla acustica basilaris. Andere Bezeichnungen wie früher. (Nach G. RETZIUS.)

(Fig. 553). In dieser Ausdehnung kommt er in einen Raum in der Skeletwand des Labyrinths zu liegen, welcher mit der phylogenetischen Ausbildung dieses Labyrinththeiles entstand. Mit jener Wand empfängt der Canalis cochlearis an zwei einander entgegengesetzten Seiten eine Verbindung, indem eine Längsstrecke der Canalwand hier befestigt ist, wie es bereits am ersten Anfang der Schneckenbildung an der Pars basilaris von anderen Reptilien und auch bei einem Theil der Amphibien sich gezeigt hatte. Der dort befindliche sogenannte »Knorpelrahmen« umfasste die Membrana basilaris, sowie beim Crocodil die gleiche, nur sehr langgestreckte Membran eine Skeletumrahmung (*Kr*) erhält. Beide Schenkel des Rahmens sind im proximalen Theil der Schnecke vereinigt und treten distal allmählich wieder zusammen (vergl. Fig. 553), nachdem von ihnen ausgehende Skeletlamellen, zugleich perilymphatische Räume mehr oder minder umschlossen. Diese Räume begleiten den etwas abgeplatteten Ductus cochlearis an einander entgegengesetzten Seiten. Der eine verläuft unter der Membrana basilaris und repräsentirt die Paukentreppe (*St*) (*Scala tympani*), der andere entgegengesetzt, die Vorhofstreppe (*Sv*) (*Scala vestibuli*). Der ihm benachbarte Theil der Wand des Ductus cochlearis wird von einer reiche Blutgefäße führenden Membran überkleidet

(*Tegmentum vasculosum*) (Fig. 553 *g*). Im Ductus cochlearis findet sich auf der Membrana basilaris eine Schicht höheren Epithels mit haartragenden Zellen, welche der Ausbreitung der Papilla basilaris entsprechen und in ähnlicher Art auch den niederen Zuständen jener Papilla zukommen. Eine cuticulare Bildung, welche seitlich von der Wand des Ductus cochlearis ausgeht, überlagert sie (*Membrana tectoria*, Fig. 554 *mt*). Zu diesem Apparat tritt der Nerv mit dem Ramulus lagenae gemeinsam auf seinem Verlauf in den der Concavität der Schnecke entsprechenden Schenkel des Skeletrahmens eingeschlossen und vertheilt sich, jenen Weg verlassend, nach dem basilaren Epithelorgan, welchem sich continuirlich die schräggestellte Papilla lagenae (Fig. 553 *pal*) mit dem in sie einstrahlenden Nerven anreiht. Auf deren Nervenendstelle ruht eine dünne Membrana tectoria von Hufeisenform, und darüber findet sich eine kleine Ansammlung von Otolithen.

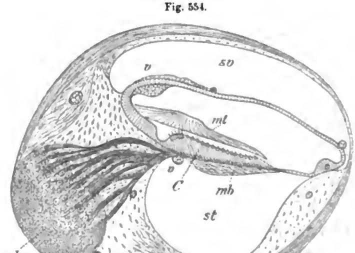
Fig. 553.



Häutige Schnecke von Alligator lucius, von innen und vorn. *csc* Canalis sacculo-cochlearis. *Kr* Knorpelschnecke. *g* Blutgefäße vom Tegmentum vasculosum. *rb* Ramus basilaris acustici. *rap* Ramus ampullae posterioris. *mb* Membrana basilaris. *pal* Papilla acustica lagenae. *l* Lagena. (Nach G. Retzius.)

Der bei Fischen und Amphibien auf manchen Excursionen angetroffene *Ductus endolymphaticus* hat jene auch bei den Reptilien noch nicht eingestellt und das bei vielen bis unter das Schädeldach reichende Ende stellt bei Embryonen von Eidechsen und auch von Schlangen ein Kalkkrystalle führendes Säckchen vor, welches, weiß durch die Haut schimmernd, mit bloßem Auge erkannt wird. Bei Ascalaboten geht von daher eine weitere Entfaltung aus. Das Säckchen tritt an der Parietooccipitalnaht durch diese, um sich subcutan zwischen der Muskulatur des Nackens, zum Theil auch des Schultergürtels, als vielfach gebuchteter Schlauch zu vertheilen, bis zum Pharynx und der ventralen Seite der Halswirbelsäule herab. Eine weiche Otolithenmasse erfüllt ihn (Wiedersheim).

Fig. 554.

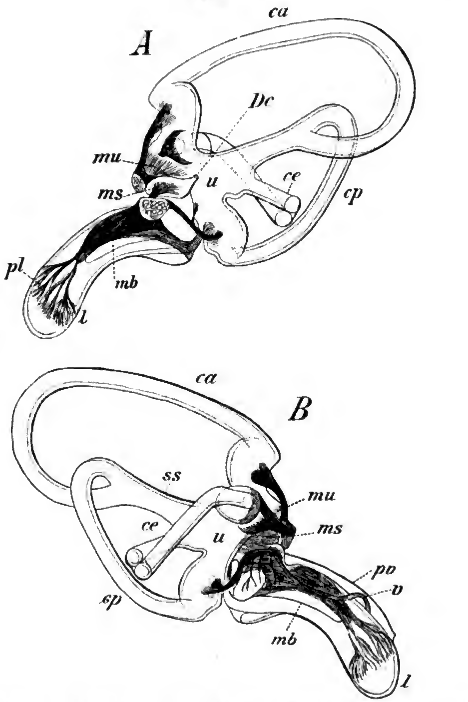


Querschnitt durch die Schnecke des Alligators. *sv* Scala vestibuli. *st* Scala tympani. *rb* (Ramus basilaris) Schneckennerv mit Ganglion. *mb* Membrana basilaris. *C* Corti'sches Organ. *mt* Membrana tectoria. *o* ein Blutgefäß. *v* Tegmentum vasculosum. (Nach G. Retzius.)

Auf dem weit nach hinten gerückten Labyrinth der *Vögel* (Fig. 555) spricht sich zwar in der weiteren

Spannung und der manchmal sehr beträchtlichen Näherung der ampullenlosen Enden der Bogengänge eine Art von Entfremdung von dem bei den Reptilien gegebenen Typus aus, aber darin, wie auch in der Kürze des Utriculus, liegen

Fig. 555.



Labyrinth von *Anser domesticus*. *A* medial. *B* lateral. *v* Blutgefäß. *mb* Membrana basilaris. *pv* Periost. *l* Lagena. Andere Bezeichnungen wie an vorhergehenden Figuren. (Nach G. RETZIUS.)

nur untergeordnete Punkte gegenüber der Übereinstimmung, welche gerade in den wichtigsten Bestandtheilen mit Reptilien sich darbietet. Vor Allem ist es das als »Schnecke« bezeichnete Gebilde, welches sich zwar nicht unmittelbar, aber doch

im Wesentlichen an jenes der Crocodile anschließt und in einer Lagena seinen Abschluss hat. Die bereits im Canalis reuniens beginnende Membrana basilaris (des platten Cochlearcanals) ist auch bei den Vögeln in einem Rahmen ausgespannt und trägt die flache Ausbreitung der epithelialen Basilarpapille. In der schrägen Richtung der Schnecke giebt sich eine Veränderung zu erkennen, aber es besteht auch bei den Vögeln die Krümmung, manchmal sogar recht deutlich ausgesprochen (Columba) und mit einer leichten Spiraldrehung gepaart. Auch in der Nervenbahn fehlt der Anschluss an die Crocodile nicht, und ebenso in den perilymphatischen *Scalae*, die an der Lagena in einander übergehen. Wie aber die Papilla lagenae und die Papilla basilaris als getrennte Bildungen schon bei Amphibien entstanden, so erhalten sie sich auch bei den Vögeln getrennt, und die bezüglichen Endapparate gehen ebenso wenig wie bei Reptilien in einander über. Auch die Otolithen in der Lagena haben sich erhalten.

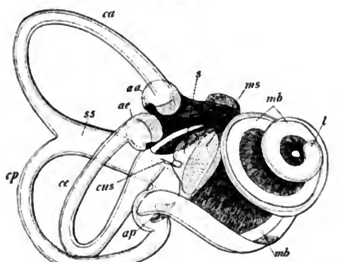
C. Hasse, Das Gehörorgan der Schildkröten. Anat. Stud. (op. cit.). Derselbe. Zur Morph. d. Gehörorgans von Coluber natrix. Ibidem. Derselbe, Zur Morph. des Labyrinths der Vögel. Ibidem. E. Clason, Zur Morph. des Gehörorgans der Eidechsen. (Anat. Stud.) G. Retzius, op. cit.

Die vergleichende Prüfung des Labyrinths hat schon von den Fischen an zweierlei Gebilde kennen gelehrt, solche, welche in der Hauptsache keine bedeutenden Veränderungen erfahren, und andere, an welchen die Ausbildung erfolgreich zur Umgestaltung führt. Wie die ersteren dem oberen Abschnitt des Labyrinths (Utriculus und Bogengänge) angehören, so nehmen die letztgenannten vom unteren Abschnitt (Sacculus) ihren Ausgang. Daraus entstand die Schnecke, und diese betritt bei den Säugethieren neue Bahnen ihrer inneren Differenzirung und gelangt in der Vervollkommnung auf die höchste Stufe, während an den anderen Erbstücken des Labyrinths ein conservativer Charakter sich geltend macht. Immerhin ergiebt sich auch an diesen manche, wenn auch untergeordnete Veränderung, so das Verhalten des Ductus endolymphaticus, welcher mit dem Canalis utriculo-saccularis beginnt. Er geht durch einen Aquaeductus vestibuli aus dem Petrosum und läuft in eine abgeplattete Erweiterung aus. Jene Ausbildung eines Labyrinththeils gründet sich wohl auf den *qualitativ höheren Werth, welcher schon mit dem frühesten Zustand des Organs darin sich ausspricht, dass eine die Nervenendigungen tragende Membran an der Skeletwand des Labyrinths zur Befestigung wie in einem Rahmen gelangte und damit den Schallwellen percipirenden Apparat zu einer viel feineren Einrichtung kommen ließ.*

Die Verlängerung des jene Membran als Theilstrecke seiner Wandung besitzenden *Canalis cochlearis* führt zu einer spiraligen Einrollung des Canals, wie sie bei Sauropsiden nur angedeutet war, und begründet, indem den Spiraltouren des Canals auch die perilymphatischen *Scalae* folgen, für das Ganze zum ersten Mal die Bezeichnung als *Schnecke*. Die Windungen kann man als eine Anpassung an die das Wachsthum in gerader Richtung verbietende Raumbeschränkung ansehen, wir werden aber finden, dass ihm noch etwas Anderes zu Grunde liegt, das ist der kürzere Weg der Schneckennerven, welcher durch die Windungen

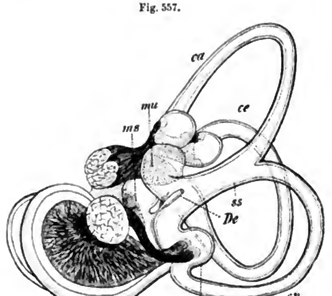
gewonnen wird. Die äußere Gestaltung der Säugethierschnecke ist bei den *Monotremen* noch in engem Anschluss an die bei Crocodilen und Vögeln bestehenden Zustände. *Alle übrigen Säugethiere weisen Windungen auf*, welche von $1^1/_2$ (Erinaceus europaeus) bis zu 5 sich erheben (Coelogenys Paca). Aber nicht bloß in der Anzahl, sondern auch in dem Umfang der Windungen bestehen vielfache Verschiedenheiten, welche die Form des gesammten Organs beherrschen. Die Zahl der Windungen darf aber nicht als absoluter Ausdruck des Ausbildungsgrades gelten, für welchen vielmehr die Gesammtlänge des Schneckencanals zu gelten hat. Die Windungen verlaufen um eine aus der Concavität des Skeletrahmens der Membrana basilaris hervorgegangene *Spindel* (Modiolus), in welcher, wie bei Crocodilen und Vögeln, die Bahn für den Schneckennerven besteht. Von der Spindel aus setzt sich ein Knochenblatt in die Schnecke fort, die *Lamina spiralis ossea*, welche den Windungen folgt und zugleich die Nerven dem Ductus cochlearis, respective dem Organ auf dessen Lamina basilaris zuführt. Sie scheidet auch an ihrem Spindeltheil die beiden Scalae, welche weiterhin durch den zwischen ihnen befindlichen Ductus cochlearis getrennt werden. Jenseits des in der sogenannten Kuppel der Schnecke befindlichen blinden Endes jenes Canals communiciren beide Scalae unter einander, während andererseits die Scala vestibuli in den Vorhof geöffnet ist. Der Canalis cochlearis ist aus der bei Sauropsiden zumeist mehr platten Gestalt, bei Säugethieren in eine auf dem Querschnitt dreiseitige übergegangen, doch erhalten sich noch hin und wieder

Fig. 556.



Labyrinth von Lepus cuniculus von der lateralen Seite. *l* Lagena. *cus* Canalis utriculo-saccularis. *mb* Membrana basilaris. Anderes wie vorher. (Nach G. Retzius.)

Fig. 557.

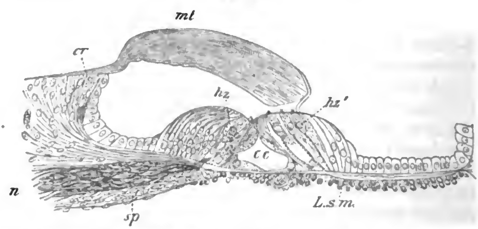


Labyrinth von Lepus cuniculus von der medialen Seite mit dem Acusticus. Bezeichnungen wie vorher. (Nach G. Retzius.)

Anklänge an die niedere Form. Die eine Wand bildet die an einer Lippe der knöchernen Spiralplatte befestigte Membrana basilaris mit dem ihr aufliegenden Endorgan, eine zweite Wandstrecke fügt sich an der Convexität der Windungen der knöchernen Wand an und eine dritte Strecke entspricht als *Reisner'sche Membran* der am Beginne vom Tegmentum vasculosum überkleideten Wandfläche.

Den functionell wichtigsten Theil im Cochlearcanal bilden die aus der Papilla acustica basilaris des niederen Zustandes hervorgegangenen epithelialen Endorgane. Um den bei Säugethieren auftretenden Fortschritt zu verstehen, müssen wir zuvor auf die Sauropsiden den Blick richten. Mehrschichtiges Epithel bildet eine breite Verdickung auf der Basilarmembran und zeigt in seiner obersten Lage sehr dicht stehende Haarzellen, zwischen denen schlanke Stützzellen sich finden. Beide bieten sich in ziemlich gleichartigem Verhalten, und nur bei Crocodilen zeigt sich an den Haarzellen eine Sonderung, indem eine dem Nervenaustritt benachbarte Zone Haarzellen größerer Elemente besitzt. Bei den Säugethieren ist einerseits eine *Reduction der Anzahl des Haarzellenapparats, andererseits eine Ausbildung bestimmter Stützzellen erfolgt.* Zwei Längsreihen der letzteren sind unter basalem Auseinanderweichen distal in starre Cuticulargebilde übergegangen und schließen, mit ihren Enden in einander greifend, einen Canal (Fig. 558 *cc*) überdachend ab, der sich längs der

Fig. 558.



Durchschnitt durch das Corti'sche Organ von Felis catus. *L.s.m* Lamina spinalis membranacea. *n* Nervus cochleae. *sp* Spiralgeflecht. *cr* Crista spiralis. *cc* Corti's Canal. *hz* innere, *hz'* äußere Haarzellen. *mt* Membrana tectoria. (Nach G. RETZIUS.)

ganzen Membrana basilaris erstreckt. Außerhalb jener die *Pfeiler* des Canals darstellenden Zellen bestehen, wieder mit zwischenbefindlichen indifferenteren Stützzellen, die *Haarzellen*, und lassen nach der Convexität der Krümmung des Ductus cochlearis *eine* Reihe, nach der anderen hin *drei* Reihen unterscheiden. Diese gesammte Organisation stellt das Corti'sche Organ vor, an dessen lateralen Grenzen ein Übergang des differenzirteren Epithels in indifferent gebliebenes stattfindet. Wie in allen anderen Nervenendstellen des Labyrinths treten die Nerven in intercelluläre Bahnen, und hier im Corti'schen Organ durchsetzt ein Theil derselben, zwischen den Pfeilerzellen hindurchtretend, den Corti'schen Canal. Das Gesammtorgan verjüngt sich mit seinen Bestandtheilen .etwas nach seinem Ende zu, aber

es lässt das Ende des Ductus cochlearis frei, jene Stelle, an welcher bei Sauropsiden und auch noch bei dem bereits ein Corti'sches Organ besitzenden Ornithorhynchus *die Papilla lagenae sich befand, welche bei den übrigen Säugethieren zum Verschwinden gelangt ist.*

Wir erwähnen noch, dass auch die *Membrana tectoria* fortbesteht, sowie eine andere, ein Rahmenwerk um die freien Enden der Haarzellen des Corti'schen Organs bildende, cuticulare *Membrana reticularis.* In Anbetracht der bei Crocodilen an den Haarzellen aufgetretenen Sonderung steht der gesammte Apparat bei diesen auf einer höheren Stufe als bei den Vögeln, man darf aber darin keinen directen Anschluss an das Corti'sche Organ der Säugethiere sehen.

Die *Phylogenese* der Schnecke wird durch die Vergleichung als ein successives Auswachsen *nicht bloß* des Canalis cochlearis, *sondern auch der Skeletumfassung* und endlich auch der perilymphatischen Räume dargethan. Es ist ein in seinen Factoren außerordentlich complicirter Process, welcher an der *Gesammtheit* des Organs sich abspielt. Für jede, auch die kleinste Längenzunahme des Schneckencanals ist nicht nur eine Vermehrung der nervösen Bestandtheile, sondern auch ein Wachsthum der betreffenden Knochentheile erforderlich, sowie andererseits auch Resorptionsvorgänge dabei statthaben müssen. *Damit contrastirt sehr lebhaft,* was die *ontogenetische* Erfahrung kennen lehrt. Der in Spiraltouren auswachsende Ductus cochlearis entbehrt relativ lange Zeit des Zusammenhanges mit Skelettheilen, die doch schon bei seinem ersten phylogenetischen Erscheinen eine sehr wesentliche Einrichtung darstellten, und die Scalae stellen gleichfalls eine ontogenetisch viel spätere Zuthat vor. Das ontogenetische Bild der Schneckengenese ist daher bedeutend cänogenetisch getrübt und ist eines der zahlreichen Beispiele von der Unzulänglichkeit der nur aus der Ontogenie fließenden Erkenntnisquelle.

Die der Schnecke zu Theil gewordene Ausbildung lässt auch auf eine functionelle Differenzirung schließen, auf eine höhere Leistung, als sie den anderen, structurell nicht fortgeschrittenen Theilen des Labyrinths zukommt. Von diesen bleibt der ganze von den Amphibien her ererbte Bestand von Nervenendstellen forterhalten, aber die *Macula neglecta,* welche noch bei Sauropsiden besteht, ist bei Säugethieren verschwunden. Den beiden Maculae acusticae sind Otolithenhaufen aufgefügt.

C. Hasse, Zur Morph. des Utric., Sacculus und ihrer Anhänge. Anat. Studien (op. cit.). U. Pritchard, The cochlea of Ornithorhynchus. Philos. Transact. Vol. 172. 1882.

Bezüglich des *Nervenverhaltens* im Labyrinth bleibt hervorzuheben, dass die dem betreffenden Epithel zugetheilten Acusticuszweige in demselben *intercellulär* sich vertheilen. Das erscheint am auffallendsten im Corti'schen Organ, wo die Nerven dabei den Corti'schen Canal durchsetzen. Aus diesem Verhalten ist mit Sicherheit auf die Herkunft des Gehörorgans zu schließen, indem *dieses sich dadurch mit den Hautsinnesorganen in vollem Einklang zeigt.* Ein solches Hautsinnesorgan muss den uns unbekannten Ausgangspunkt gebildet haben. Daraus entspringt aber auch eine *fundamentale Differenz* von den beiden noch übrigen Sinnesorganen, dem Seh- und dem Riechorgan, bei welchem ganz andere Verhältnisse bestehen, welche nichts mit Hautsinnesorganen zu thun haben. Die Sonderung der Hörorgane aus Hautsinnesorganen ward schon früher (Mitrophanow) ausgesprochen, wir bezweifeln aber sehr, ob es richtig ist, das Canalsystem dazu in

Anspruch zu nehmen, da das Labyrinth eine ältere Einrichtung ist als jene Hautcanäle.

B. Von den Hülfsapparaten des Hörorgans.

a. Paukenhöhle. (Mittleres Ohr.)

§ 241.

Indem das Labyrinth durch seine Einbettung in die Schädelwand bereits mit seiner Entstehung eine Sicherung gegen äußere Eingriffe empfing, handelt es sich bei den sich ihm anschließenden Gebilden nicht sowohl um Organe des Schutzes, als um solche, welche der Zuleitung von Schallwellen dienen. Solche erscheinen erst bei den Gnathostomen. Wenn auch die Verrichtungen des Labyrinths nicht exclusiv solche Einrichtungen erfordern, da wir noch andere Leistungen in ihm suchen mussten, so ist es doch gerade der der Hörwahrnehmung dienende Theil des Labyrinths, welcher neue Einrichtungen empfängt. Dass schon dem an die äußere Labyrinthwand bei Ganoiden und Knochenfischen angeschlossenen oder ihm doch benachbarten Skeletcomplex des Kiemendeckels eine Schallwellen leitende Rolle zukommt, kann wohl angenommen werden, allein darin liegt noch kein genauer präcisirbares Verhalten, und jedenfalls nicht der Beginn einer zu höherer Ausbildung gelangenden Organisation.

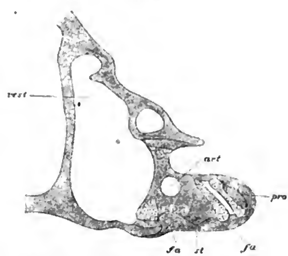
Die Anfänge einer solchen Bildung sind vielmehr in der *ersten Kiementasche* zu erkennen, welche an der äußeren Labyrinthwand vorbeizieht und bei den Selachiern den *Spritzlochcanal* vorstellt. Dieser ursprünglich in respiratorischer Function stehende Raum bleibt bei einem Theil der Haie und bei Rochen erhalten, auch noch bei manchen Ganoiden, indess er bei Teleostei zu Grunde geht. Er bietet besonders bei Rochen bedeutende Ausbuchtungen, von welchen die gegen die Labyrinthwand gerichtete die functionell wichtigste ist. Nicht minder wichtig sind Kiemenstrahlen, welche von der vorderen Wand des Canals ausgehen (vergl. § 130). Daraus geht bei Rochen eine bewegliche Knorpelplatte hervor, die im Spritzlochcanal einer Art von Klappe zu Grunde liegt. Wenn wir noch erwähnen, dass die hintere Canalwand vom knorpeligen Hyomandibulare begrenzt wird und der der vorderen das Palatoquadratum nicht fern liegt, so haben wir damit aller Einrichtungen gedacht, welche als Vorbereitung zu jenem Verhalten gelten können, wie es uns die *Paukenhöhle* oder das *mittlere Ohr* darstellt.

Die Ausführung jenes bei Selachiern, man darf sagen, nur in den Contouren angedeuteten Apparates begegnet uns erst bei den Amphibien, und zwar auf einer schon sehr specialisirten Stufe, welche vermittelnde Übergänge vom indifferenten Verhalten vermissen lässt. Die Stelle der ersten Kiemenspalte nimmt bei *Anuren* einen mit dem Pharynx in der Regel weit communicirenden Raum ein, die *Paukenhöhle*, welche die bei Selachiern bestehende Communication nach außen verloren hat, denn hier findet sie durch das *Trommelfell* (Membrana tympani) einen Abschluss. Gegen diese erstreckt sich ein in verschiedener Art ossificirter und dadurch in einzelne Abschnitte theilbarer Skelettheil (*Columella*), welcher von der Fenestra ovalis ausgeht und am Trommelfell mit einer Verbreiterung endet.

Die Herkunft des Trommelfells ist weder im äußeren Integument, noch in der es von Seite der Paukenhöhle überkleidenden Schleimhaut zu suchen, denn zwischen beiden besteht noch eine keiner von beiden genannten Häuten angehörige Lamelle, welche in der Peripherie in einen ringförmigen Knorpel übergeht (Rana, Hyla u. a.), und bei den Aglossa wird das ganze Trommelfell durch eine bald dünne (Pipa), bald dicke und nach außen gewölbte (Dactylethra) Knorpelplatte dargestellt. Die Membrana tympani *ist also hier eine zweifellose Skeletbildung.* Sie wird zu vergleichen sein mit dem Spritzlochknorpel der Selachier (Rochen) (W. K. Parker), welcher schon hier einen temporären Abschluss der tieferen Theile des Spritzlochcanals herzustellen vermag. Für die *Columella* ist die *Genese aus dem Hyoidbogen* zu begründen. Sie ist homolog dem Hyomandibulare der Fische, so dass auch sie kein absolut neues Gebilde ist. Aber ein directer Zusammenhang mit dem Hyoid ist nicht erwiesen, so dass sie als eine Abgliederung von demselben sich darstellt. Wenn wir jenen Zusammenhang als den primitiven Zustand ansehen, so geschieht das auf Grund des Verhaltens bei Reptilien, bei denen er sich erhalten hat. Das längere Mittelstück der Columella pflegt zu ossificiren, während das proximale und das distale Ende sich knorpelig erhält. Das proximale Ende, als *Operculum* der Fenestra ovalis eingefügt, kann gleichfalls knöchern sich darstellen (Urodelen).

Trommelfell und Paukenhöhle fehlen schon manchen Anuren (Pelobatiden), sowie allen Urodelen und Gymnophionen, aber wir können darin keinen primitiveren Zustand erblicken, denn beide Theile sind nicht erst bei den Amphibien entstanden, sondern in phylogenetischer Anlage bereits bei Fischen (Selachiern) anzutreffen. Mit der Rückbildung jener Theile geht aber keineswegs die Columella verloren. Ihr Operculum erhält sich stets, und manchmal auch ein davon ausgehender Fortsatz, welcher ligamentös zum Quadratum sich erstreckt. In einem neuen Verhalten erscheint die Columella bei Gymnophionen (Ichthyophis, Sarasin). Sie ist hier ein gedrungenes Knochenstück (Fig. 559 *st*), welches, von einer Arterie durchbohrt, bereits sehr lebhaft an den *Stapes* der Säugethiere erinnert. Es fügt sich einerseits in die Fenestra ovalis ein, andererseits articulirt es mit überknorpelter Fläche mit einer Gelenkfläche des Quadratum (vergl. S. 406 ff.). Die Bedeutung dieses Befundes wird bei den Säugethieren Erörterung finden.

Fig. 559.



Querschnitt durch das Vestibulum und die Columella von Ichthyophis glutinosus. *vest* Vestibulum. *fa* Fascie. *st* Columella. *art* Arterienloch. *pro* Processus oticus des Quadratum. (Nach Sarasin.)

Die pharyngealen Mündungen beider Paukenhöhlen sind bei den *Aglossa* in eine einzige vereint, wobei sie jederseits in eine lange Röhre sich auszieht. Das

Parasphenoid bildet die Decke, während das Pterygoid den Boden des knöchernen Rohres darstellt, welches hier eine Tuba Eustachii bildet.

C. K. HOFFMANN, Die Beziehungen der 1. Kiementasche zur Anlage der Tuba Eustachii und des Cavum tympani. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII.

Über Ichthyophis s. P. und F. SARASIN, Forschungen auf Ceylon. Bd. II.

Mit den Befunden bei Amphibien sind die Verhältnisse des Mittelohrs der Sauropsiden eng verknüpft. Bei allen erhält sich die Paukenhöhle, bis auf einige Eidechsen und die Schlangen, und zu ihrer Umwandung trägt besonders bei *Schildkröten* und *Crocodilen* das Quadratbein bedeutend bei, wenn auch andere Knochen der Nachbarschaft in verschiedener Art sich betheiligen. Hier bietet die Räumlichkeit auch besondere Ausbuchtungen gegen die Labyrinthwand, davon eine der Fenestra ovalis, die andere der Fenestra rotunda in der Richtung entspricht. Durch eine vom Quadratum ausgehende streckenweise Umscheidung der Columella wird bei *Schildkröten* die Paukenhöhle in einen lateralen äußeren sehr weiten und einen viel engeren medialen Abschnitt getrennt. Erst dieser ist der Labyrinthwand zugekehrt (Antivestibulum, BOJANUS). Bei den *Eidechsen* treten Kiefermuskeln in die Begrenzung der Paukenhöhle, in ähnlicher Art auch bei *Vögeln*. Die pharyngeale Mündung erscheint bei den meisten Eidechsen von ziemlicher Weite, eine enge Verbindung mit dem Pharynx kommt den Chamäleonten zu. Sehr complicirt sind diese Verhältnisse bei den Crocodilen, auf welche wir weiter unten zurückkommen werden.

Diese Theile verfallen aber auch einer Rückbildung. Bei manchen Eidechsen fehlt Trommelfell und Paukenhöhle (Amphisbänen), andere entbehren nur des ersteren (Chamäleonten), und bei den *Schlangen* ist mit Trommelfell und Paukenhöhle auch deren pharyngeale Verbindung verloren gegangen. Damit wiederholt sich bei Reptilien ein ähnlicher Process, wie er bei Amphibien bestand, wie da vernichtet er jedoch nicht alle Bestandtheile des mittleren Ohrs, denn es bleibt die Columella erhalten oder doch Theile von ihr. Ihr distales Verhalten ist beim Fehlen des Trommelfells variabel, aber bei den Schlangen ist die ansehnliche Columella mit ihrem knorpeligen Ende constant dem Quadratum angefügt, wie sie auch bei Chamäleonten dem unteren Ende jenes Knochens wenigstens ligamentös verbunden ist.

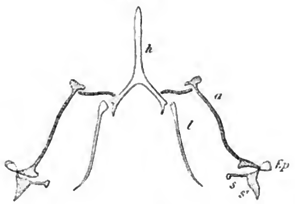
Mit der Ausbildung eines Trommelfells trifft jene der *Columella* zusammen, welche proximal bald mit einem plattenförmigen Stück (Operculum), bald in einfacherer Art erscheint. *Die Entstehung der Columella aus dem Hyoidbogen*, und zwar als proximales Glied desselben, wird bei vielen Eidechsen bestätigt, indem die Continuität sich erhält, bei Sphenodon (Fig. 561), nahezu auch bei Ascalaboten (Fig. 560), bei welchen der tympanale Knorpel der Columella sich gegen einen Vorsprung des Epioticum legt, von wo aus das Hyoid sich direct fortsetzt. Eine gewebliche Continuität ist auch hier vorhanden.

Auch sonst ist das vordere Zungenbeinhorn bis dicht an die Columella verfolgbar (Lacerta, LEYDIG). Der Anschluss an das Trommelfell bleibt mehr oder minder knorpelig, pflegt durch Fortsatzbildungen, auch durch 1—2 Abgliederungen,

ausgezeichnet zu sein, so dass man auf Grund der letzteren von einer »*Kette von Gehörknöchelchen*« sprechen konnte.

Das bildet einen bedeutenden Unterschied gegen die Amphibien, deren Columella an ihrem proximalen Ende jene Differenzirungen entbehrt. Wir sehen sie in Fig. 560, wo *s* die Columella vorstellt, welche mit ihrem freien Ende der Fenestra ovalis angehört, indess das andere in einen dem Trommelfell angefügten Knorpel (*s'*) übergeht, welcher an einem cranialen Vorsprung (*Ep*) an den Hyoidbogen (*a*) stößt.

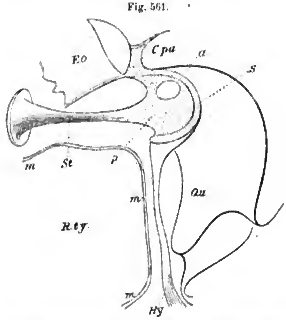
Fig. 560.



Zungenbein von Platydactylus mauritanicus. *s*, *s*. Columella. *a*, *l* Bogentheile. *h* Copula. *Ep* Processu paroticus (vom Cranium abgeschnitten). (Nach FICALBI.)

Auch bei Sphenodon ergiebt sich der Zusammenhang. Das Hyoid (Fig. 561 *Hy*) tritt hinter dem Quadratum in einen der Paukenhöhle entsprechenden Raum, in welchem es in eine von gewundenem Rande (*s*) umgebene Knorpelplatte (*p*) sich fortsetzt, welche einer das Trommelfell vertretenden Membran angeschlossen ist. Damit steht die ossificirte Columella (*St*) in Zusammenhang, sowie nach oben hin zum Cranium der knorpelige Processus paroticus (*C.pa*). Im Ganzen betrachtet ist der Befund in den Hauptpunkten mit dem oben von Platydactylus dargestellten im Einklang, es ergeben sich nur Complicationen in der Nähe des Trommelfells, Fortsatzbildungen, welchen man auch bei Crocodilen und Vögeln begegnet.

Fig. 561.



Mittleres Ohr von Sphenodon. *R.ty* Recessus tympanicus. *m*, *m*, *m* ihn abgrenzende Schleimhaut (durchschnitten). *Qu* Quadratum. *Eo* Epioticum. *Hy* Hyoid. *p* Knorpelplatte mit aufgebogenem Rande *s*. *a* Loch in der Platte. *St* Columella. *C.pa* Processus paroticus. 5/1. (Nach HUXLEY.)

Von morphologischer Bedeutung ist ein Knorpelstück, welches bei Eidechsen am hinteren Theil des Trommelfells verlaufend sich bis zum Quadratum erstreckt, wie ja schon bei Sphenodon Beziehungen zum Quadratum bestanden (Fig. 561). Die hierin ausgesprochene Beziehung der Columella zum Quadratum bezeugt, dass dieses schon bei Amphibien angetroffene Verhalten *nicht* unbedingt an das Fehlen eines Trommelfells geknüpft ist, wie es im

Hinblick auf jene Amphibien, sowie auf Chamäleonten und Schlangen scheinen möchte.

Der Bedeutung der Columella als eines aus dem Kiemenskelet dem Gehörorgan zugefallenen Skeletgebildes entspricht auch die Beziehung zu einem *Muskel*, welcher bei den Haien noch im Constrictor superficialis (s. S. 628) enthalten, als eine vom Facialis versorgte Portion. Bei Amphibien und Reptilien ist aus diesem Muskel der Abductor mandibulae (Digastricus) hervorgegangen, dessen vorderer Theil Beziehungen zum Trommelfell besitzt. Embryonen von Eidechsen bieten noch Anfügung an die Columella dar, was bei Erwachsenen verschwunden ist, dagegen noch bei Vögeln besteht. Beachtenswerth ist die schon frühzeitig vorkommende Verbindung mit dem Trommelfell, was wohl aus dessen ursprünglicher Skeletbedeutung sich herleitet.

Dass auch am Trommelfell der *Schildkröten* eine Knorpelplatte erhalten bleibt, bestätigt uns die oben für die Phylogenese des Organs gegebene Deutung.

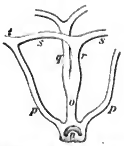
Die Paukenhöhle der Sauropsiden wird zum Ausgangspunkt von Wucherungen der Schleimhaut, durch welche mannigfaltige *Nebenhöhlen* gebildet werden. Solche erscheinen bei Crocodilen und Vögeln in benachbarte Knochen erstreckt, welche dadurch *pneumatisch* werden. Bei Crocodilen bestehen zum Theil regelmäßig in der Umgebung der Paukenhöhle mit Luft erfüllte Räume, *pneumatische Cellen*, in constantem Verhalten bei den einzelnen Gattungen. Auch gelangen die beiderseitigen Paukenhöhlen durch einen Luftgang mit einander in Communication (Cavitas intertympanica). Aus solchen weiter ausgedehnten Aussackungen gehen auch neue Communicationen mit dem Pharynx hervor. Weiter ausgebildet und in den Schädelknochen verbreitet sind diese pneumatischen Räume bei den *Vögeln*.

F. Platner, Bemerkungen über das Quadratbein und die Paukenhöhle der Vögel. Leipzig 1839. T. H. Huxley, On the representatives of the malleus and the incus of the mammalia in the other vertebrata. Proceed. Zool. Soc. London. 1869. Ed. van Beneden, Rech. sur l'oreille moyenne des Crocodiliens et ses communications multiples avec le pharynx. Archives de Biologie. T. III. G. Killian, Zur vergl. Anat. u. Entwickelungsgesch. d. Ohrmuskeln. Anatom. Anz. Bd. V. Derselbe, Die Ohrmusk. des Crocodils. Jen. Zeitschr. Bd. XXIV. R. Owen, On the communications between the cavity of the tympanum and the palate of the Crocodilia. Philos. Transact. 1850. II. Gaupp, Die Columella der kionocranen Saurier. Anat. Anz. VI.

Wie bei den Amphibien wird die Communication der Paukenhöhle mit dem Kopfdarm durch einen Recessus des letzteren bei den Lacertiliern gebildet, und zwar meist mit weiter innerer Mündung. In dem schrägen Verlauf des inneren Endes ist eine Differenz von den Amphibien zu sehen. Doch können auch diese Communicationen sehr eng (Chamaeleo) oder mit dem Tympanum gänzlich verschwunden sein (Amphisbaena), wie es auch bei den Ophidiern sich trifft. Als bogenförmiger Canal verläuft jede Tube bei den *Schildkröten* um das Quadratum zum betreffenden Ostium pharyngeum, welches weit vom anderseitigen absteht. Dagegen wird bei einem anderen Theil der Sauropsiden die Ausbildung jeder der beiderseitigen Eustach'schen Tuben in einen großentheils knöchernen Canal angetroffen, welcher in eine gemeinsame Mündung übergeht. Diese führt bei den *Crocodilen* in ein complicirtes Hohlraumsystem, für welches nebenstehende Fig. 562

eine Darstellung bietet, wie sie OWEN ermittelt und E. VAN BENEDEN bestätigt hat. Die unpaare pharyngeale Öffnung, an welcher eine Art von Klappe besteht (*u*), empfängt die Mündungen dreier, basale Schädelknochen durchsetzender Canäle. Der mediane (*o*) erhebt sich und tritt in einen vom Occipitale basilare und Basisphenoid begrenzten Canal, wo eine Gabelung stattfindet. Ein Ast (*q*) begiebt sich in den letztgenannten Knochen, während der andere (*r*) vertical im Basioccipitale verläuft. Jeder dieser Canäle theilt sich wieder in die Quere nach rechts und links und nimmt damit seine Ausmündung am Boden der Paukenhöhle. Die beiden lateralen Canäle (*p*), welche häutige Wandungen besitzen, divergiren zu den Mündungen der beiden knöchernen Canäle und communiciren mit der Quertheilung (*s*), des hinteren Canals *r*, um eine kurze Verbindung (*t*) zur Paukenhöhle zu senden. In diesem Canalcomplex ist wohl die im Basisphenoid verlaufende Strecke die primitive, und die hintere mit den beiden seitlichen membranösen Canälen sind secundär aus Nebenräumen der Paukenhöhle und Communicationen von solchen entstanden.

Fig. 562.



Pharyngeale Mündungswege der Paukenhöhle von Crocodilus. *u* Klappe an der Mündung. *o* medianer Canal, theilt sich in einen hinteren *r* und einen vorderen *q*. *s*. *t*, *p* fernere Canalstrecken. (Nach R. OWEN.)

Der Befund bei *Vögeln* begründet jene Auffassung, indem die relativ weite Tuba Eustachii größtentheils im Basisphenoid verläuft. An der Schädelbasis treten beide Tuben aus der knöchernen Umwandung in eine knorpelige über und gelangen unter Verschmelzung des Knorpels zu gemeinsamer Mündung hinter der Choane. Der gemeinsame Zustand blieb bei den Vögeln auf einer tieferen Stufe, von der er sich bei den Crocodilen durch secundäre Zuthaten erhoben hat.

§ 242.

Im mittleren Ohr der Säugethiere ist ein bedeutender Fortschritt in den Skelettheilen erfolgt, welche die Gehörknöchelchen darstellen, *indem zu der ererbten* Columella *noch zwei bei Amphibien und Sauropsiden dem Kieferapparat angehörende Knochen* getreten sind. Das ist der *Amboß* (*Incus*) und der *Hammer* (*Malleus*), welch letzteren man noch lange nach der Feststellung seiner Deutung in einem distalen, dem Trommelfell angeschlossenen Stück der Columella zu suchen pflegte. *Der Amboß ist aus dem Quadratum entstanden, der Malleus aus dem Articulare*, einem Theil des Unterkiefers, wie er bei den Anamnia und den Sauropsiden sich darstellt. Das Gelenk dieses Kiefers wird zum Hammer-Amboß-Gelenk. Indem der Hammer mit dem Trommelfell sich verbindet, dadurch, dass sein Manubrium in dieses aufgenommen wird und andererseits die Columella als *Stapes* mit dem Amboß articulirt, besteht *vom Trommelfell bis zur Fenestra ovalis eine geschlossene Kette der Gehörknöchelchen in bestimmter Gliederung.* Dieser Fortschritt ist bereits bei Amphibien vorbereitet, indem die Columella Anschlüsse an das Quadratum zeigte. Er ist aber auch bei Reptilien nicht ganz fern, da hier in mancher Art eine Beziehung der Columella zum Quadratum besteht. Der

Cardinalpunkt der Neuordnung wird aber am Unterkiefer in der Lösung des Dentale und der Gewinnung einer eigenen Articulation gesucht werden müssen, wobei ein Ausscheiden des Articulare und des Quadratum aus dem Kiefercomplex die Volumsreduction hervorrief (vergl. auch S. 397).

In dem Verhalten des Stapes ergeben sich nähere Beziehungen zu den Amphibien als zu Reptilien, indem er die ontogenetische Verbindung mit dem Hyoid verlor, und so außer jener noch bei Reptilien erkennbaren Continuität sich befindet. Diese Thatsache spricht für eine Differenz in der Art und im Ablauf der Gliederung der proximalen Hyoidstrecke, auf welche wir im folgenden Paragraphen näher eingehen müssen. Der *Stapes* bewahrt noch manchmal die Säulchenform (Ornithorhynchus, Perameles und manche andere) oder ist doch undurchbrochen. Das Beständigste an ihm ist die Endplatte, mit der er in die Fenestra ovalis eingelassen ist. Sie entspricht dem »Operculum« niederer Zustände. Ob die beiden, bei der Mehrzahl der Säugethiere vorhandenen Spangen erst bei den Säugethieren erworben sind, ist desshalb ungewiss, weil diese Form schon bei Amphibien besteht (Ichthyophis). Sie steht hier *mit dem Durchtritt einer Arterie in Connex*, gleichwie auch bei manchen Insectivoren eine solche durch den Steigbügel ihren Weg nimmt (Erinaceus, Talpa) und auch bei vielen anderen, wie beim Menschen, im Entwicklungsgang des Stapes der Durchtritt einer Arterie beobachtet ist. Diese Beziehung darf als Causalmoment für die Stapesform gelten (SALENSKY). Auch die Articulation des Stapes mit dem *Amboß* ist kein neuer Erwerb. Außer bei Amphibien, wo bei Ichthyophis (vergl. Fig. 559) das Gelenk zweifellos besteht, kommen auch bei Reptilien Befunde vor, in denen wenigstens ein Anschluss der Columella oder eines Fortsatzes derselben an das dem Amboß homologe Quadratum sich zeigt. Wir haben im vorigen Paragraphen darauf hingewiesen. Sind auch alle diese Fälle keine unmittelbaren Vorbereitungen für den mammalen Befund, so erscheinen sie doch als Versuche zu jener neuen Gestaltung.

So ergiebt sich denn der Schwerpunkt der ganzen Einrichtung für den *Hammer* aus dessen Lösung aus dem Verband mit dem Unterkiefer. Für diesen ontogenetisch klar liegenden Vorgang fehlen uns phylogenetische Stadien gänzlich, und scharf prägt sich auch hier die weite Kluft aus, welche zwischen Amphibien und Säugethieren besteht. Allein es sind doch mancherlei Thatsachen vorhanden, welche den Weg jener Vorgänge andeuten, wobei vor Allem eine functionelle und dann auch anatomisch durchgeführte Trennung des gesammten knöchernen Unterkiefers in einen vorderen dentalen und hinteren articularen Abschnitt erfolgt sein muss. Vergl. das über diese Verhältnisse im § 122 Ausgeführte. An der Columella bestehen primitivere Zustände, in so fern sie die schlankere, auch im Stapes noch erkennbare Gestalt, weniger aus der Reduction eines voluminösen Skelettheils erlangt hat. Das *schlanke* Anfangsstück des Hyoidbogens ist als ihr Ausgangspunkt anzusehen. Aber Amboß und Hammer sind im Volum gegenüber früheren Formen zurückgegangen. Davon ist noch etwas geblieben, indem diese Theile sehr frühzeitig (bis zur Geburt) ihre definitive Größe erreichen, um dann nicht mehr, wie alle übrigen Skelettheile, bedeutend weiter zu wachsen. *Es tritt*

also erst später die Differenz des Umfangs hervor, wie dieselbe ja auch erst mit der neuen Function erworben wurde.

Am *Amboß* zeigen sich zwei Fortsätze ziemlich allgemein, davon der die Verbindung mit dem Stapes vermittelnde der wichtigste ist. Der *Hammer* tritt in größerer Mannigfaltigkeit der Form auf, allein er ist eine gewisse Grundform, die in der von seinem Körper mehr oder minder scharfen Abbiegung des Manubriums liegt, nicht zu verkennen. Ein anderer Fortsatz, welcher aus dem Zusammenhang mit dem Meckel'schen Knorpel entsteht und nach dessen Schwund sich erhält (*Proc. folii*), kommt manchmal zu größerer Ausbildung, wie er denn auch beim Menschen im Jugendzustande noch ansehnlich ist.

Der Muskel der Columella erhält sich unter etwas anderen Beziehungen als *M. stapedius*, und als neuer Muskel ist eine zum Hammer tretende Portion aus dem ursprünglichen Adductor mandibulae gesondert (KILLIAN), der *M. tensor-tympani*.

Für die *Paukenhöhle* sind bezüglich ihrer Wände neue Verhältnise schon bei Monotremen und Beutelthieren in Vorbereitung, um sich bei den Placentaliern zur Ausbildung zu erheben. Auf jene älteren Zustände ward schon beim Kopfskelet aufmerksam gemacht (S. 408).

Das bei den Säugethieren zum ersten Mal zur Geltung kommende *Tympanicum*, bei Amphibien und Sauropsiden als Quadrato-jugale ein dem Trommelfell nur benachbart liegender Skelettheil, hat sich dem letzteren eng angeschlossen, indem er den größten Theil von dessen Umfang (Pars tensa) als knöcherner *Annulus tympanicus* umzieht. Wenn wir wissen, dass das Tympanum aus einem Knorpel phylogenetisch entstand, so giebt sich in dieser Ausbildung des Knochens nur ein nach Art der Deck- oder Belegknochenbildung aufzufassender Vorgang kund, welcher noch auftritt, nachdem der Knorpel nur noch in seinem Abkömmlinge, nämlich der Grundmembran des Trommelfells besteht.

Dieser Annulus tympanicus erhält sich nicht nur bei Monotremen und Didelphen, sondern auch bei manchen anderen Säugethieren, bei der Mehrzahl aber läuft er den sonst die Paukenhöhle begrenzenden Knochen des Craniums (Alisphenoid, Petrosum) den Rang ab und stellt die laterale und die ventrale Wand der Paukenhöhle dar, welche schließlich mit den anderen Begrenzungsstücken zum Schläfenbein synostosirt.

Die Verbindung mit der Kopfdarmhöhle erhält sich nur bei Ornithorhynchus auf niederer an Amphibien erinnernder Stufe, indem die Paukenhöhle weit mit dem Pharynx communicirt. Sonst ist sie allgemein als *Tuba Eustachii* zu einem längeren Canal entfaltet, dessen Wandung am Beginn bald wieder vom Tympanicum, bald von anderen Knochen dargestellt wird, während terminal Knorpel die Wand bildet. Er ist sammt der benachbarten Schleimhaut der Ausgangspunkt von mancher Differenzirung der Mündung.

Der *Raum der Paukenhöhle* empfängt mannigfache Vergrößerungen, von welchen eine ventrale als *Bulla ossea* die bedeutendste ist. Sie wird bei Marsupialiern noch durch das Alisphenoid gebildet, in den höheren Ordnungen wird sie vom Tympanicum übernommen, und stellt bei Chiropteren, Nagern, Carnivoren, Pinnipediern u. a.

eine bedeutende Auftreibung vor. Mannigfach sind auch die Sonderungen des Inneren, wie sie in der Bildung engerer oder weiterer Kammern sich darstellen, woran auch die Bulla, allerdings in sehr verschiedener Art, betheiligt ist. Hieran reihen sich auch die *Nebenhöhlen*, welche aus Wucherungen der Schleimhautauskleidung in benachbarten Knochen entstehen. Sie sind zuweilen von bedeutender Verbreitung in der Schädelwand (Elephas), beim Menschen auf die Cellulae mastoideae beschränkt.

In der Grundmembran (Stratum medium) des *Trommelfells* kommen bei manchen Säugethieren Knorpelzellen vor, welche nicht auf den benachbarten Hammergriff bezogen werden können (DANTE BERTILLI, Anat. comp. della Membr. del Timpano. Pisa 1893). Sie werden als Residuen des ursprünglichen Trommelfellknorpels aufzufassen sein.

Eine *Concrescenz des Stapes mit dem Incus* ist bei Beutelthieren verbreitet und führte zu einer Vergleichung beider Theile mit der Columella der Vögel. Aber in der Ossification bleibt die Selbständigkeit derselben ausgedrückt. Auch manche Chiropteren bieten jene Concrescenz.

HAGENBACH, Die Paukenhöhle der Säugethiere. Leipzig 1825. J. HYRTL, Vergleichend-anat. Untersuch. über das innere Gehörorgan der Säugethiere. Prag 1845. CLAUDIUS, Physiol. Bemerkungen über das Gehörorgan der Cetaceen. Kiel 1858. Derselbe, Das Gehörlabyrinth von Dinotherium. Kassel 1864. V. URBANTSCHITSCH, Über die erste Anlage des Mittelohrs und des Trommelfells. Mitth. aus dem embr. Institut zu Wien. 1. Heft. 1877. W. SALENSKY, Entwickel. der knorpeligen Gehörknöchelchen bei Säugethieren. Morph. Jahrb. Bd. VI. AL. FRASER, On the development of the ossicula auditus in the higher Mammalia. Philos. Transact. Vol. 173. H. GADOW, On the modifications of first and second Visceral Arches (Homology of the auditory ossicles). Philos. Transact. Roy. Soc. Vol. 179.

b. Äußeres Ohr.

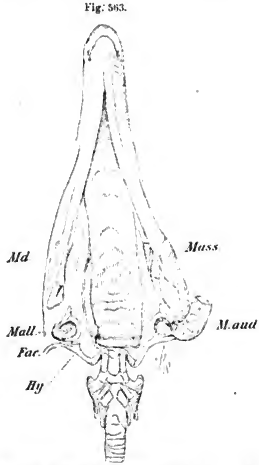
§ 243.

Der in den Dienst des Hörorgans sich stellende Apparat bleibt nicht auf das sogenannte mittlere Ohr beschränkt, denn auch außerhalb des Trommelfells ergeben sich manche in jenen Beziehungen stehende Umgestaltungen, welche sämmtlich mit einer *tieferen Lagerung des Trommelfells* verknüpft sind. Dadurch ergiebt sich für dieses zunächst eine Schutzvorrichtung. Wir begegnen einer solchen zuerst bei Reptilien, und zwar bei manchen *Eidechsen*, in einer Falte in der hinteren Umgebung der Membrana tympani. Sie lässt, bei Ascalaboten am meisten ausgeprägt, das Trommelfell in eine Vertiefung sich einsenken und deutet einen *äußeren Gehörgang* an. In der Falte liegt der M. abductor mandibulae. Anderer Art ist das äußere Ohr der *Crocodile*. Eine integumentale, eine Knochenplatte enthaltende Falte deckt von oben her den Zugang zum Trommelfell und ist durch Muskulatur beweglich, welche aus dem Facialis innervirt wird (KILLIAN). Mehr im Anschluss an die Eidechsen befinden sich die Vögel, bei denen das Trommelfell hinten noch tiefer sich einsenkt, und zwar unter den Vorsprung des Squamosum. Eine Hautfalte ragt vom vorderen Theil jenes Zugangs vor (Ohrklappe), bei manchen sehr bedeutend entfaltet (Eulen). Damit stehen noch manche untergeordnete Faltenbildungen im Zusammenhang, auch die Anordnung des benachbarten Gefieders, von welchem sehr allgemein kleine Federbildungen ringförmig den Eingang umstehen. Eine Muskulatur fehlt auch hier nicht.

Auf einem ganz anderen Fundament baut sich bei den **Säugethieren** das äußere Ohr auf, und erscheint, dem Verhalten der Sauropsiden fremd, durch *knorpelige Stützgebilde* auf bedeutend höherer Stufe. Wir unterscheiden an ihm 1. den äußerlich nicht wahrnehmbaren *äußeren Gehörgang* (Meatus acusticus externus) und 2. die von außen her zugängige, wenn auch nicht immer das Haarkleid überragende *Auricula*, die gemeinhin »äußeres Ohr« benannt wird. *Beiderlei Gebilde sind continuirlich* und treten uns schon bei Monotremen sehr entwickelt entgegen, so dass wir die Anfänge dazu vielleicht erst aus der Ontogenese der Monotremen kennen lernen, denn für die höheren Säugethiere liefert die Ontogenese schon durch die Verspätung der die Grundlage des Ganzen darstellenden Stützgebilde kein treues phylogenetisches Bild.

Die Kenntnis der Befunde bei Monotremen, wie sie uns durch G. RUGE geboten ward, lehrt die Herkunft aus dem Zungenbein, und wenn auch Echidna und Ornithorhynchus sehr differente Verhältnisse aufweisen und dadurch ihre weite Entfernung von einander bekunden, so bieten sie doch wechselseitige Ergänzungen. Im niedersten Zustand (*Echidna*) geht von dem in die Nähe des Annulus tymp. gelangenden proximalen Ende des Hyoid ein breiter Vorsprung zu einer an das Tympanicum angeschlossenen Knorpelplatte (vergl. Fig. 563 rechterseits), wo die Theile in ihrem Zusammenhang erhalten sind, während links (d. h. am rechten Organ) die Platte vom Hyoid getrennt ist. Daran fügt sich ein terminal sich allmählich erweiterndes und in Krümmungen liegendes Rohr, welches in die *Auricula* oder Ohrmuschel sich fortsetzt. Gehörgang und Aurikel sind in continuirlichem Zusammenhang, auch in ihrem Knorpelskelet. Dieses beginnt mit einer von der tympanalen Knorpelplatte ausgehenden Knorpelleiste, welche auf den Anfang des Gehörgangs und dann weiter sich fortsetzt. Sie sendet jederseits feine Knorpelspangen aus, welche die häutige Grundlage des Gehörgangs umziehen (Fig. 563), ohne sich mit ihren Enden zu erreichen, so dass eine nur membranöse Strecke längs des ganzen Gehörgangs, entgegengesetzt der Knorpelleiste, dahinzieht (Fig. 565). Von den von letzterer entsendeten

Fig. 563.

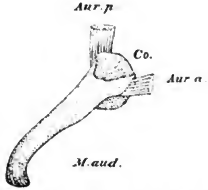


Ventrale Ansicht des Schädels von **Echidna**. 2/3. Rechts ist der Zusammenhang des Hyoidbogens (*Hy*) mit dem knorpeligen Gehörgang dargestellt; links ist der letztere entfernt, um das Tympanicum, die Membrana tympan. und den Hammer (*Mall*) erkennen zu lassen. *Md* Unterkiefer. *Mass* Masseter. *Fac* N. facialis. *M.aud* Gehörgang. (Nach G. RUGE.)

Knorpelspangen zieht sich eine breitere von der Aurikel ab und bildet einen Fortsatz. Andere schließen sich der Aurikel an, so dass nirgends eine Grenze besteht. Diese Befunde, auch das Vorkommen eines Loches, können die Frage begründen, ob die Aurikel nicht etwa aus Concrescenzen mehrfacher Knorpelspangen entstanden sei. Wir lassen die Frage offen.

Den Gegensatz zu der mächtigen Entfaltung des gesammten äußeren Ohrs bietet *Ornithorhynchus*. Vom Annulus tympanicus aus erstreckt sich, eine Rinne umschließend, ein continuirlich in eine abgerundete platte Aurikel (*Co*) übergehender Knorpel (Fig. 564), von dem ein Fortsatz jenem von Echidna (*tr*) entspricht. Er stellt hier deutlicher als bei Echidna eine Ohrklappe vor, welche ein Muskel (*Aur.a*) öffnet. Ein anderer Muskel (*Aur.p*) setzt sich von hinten an die Aurikel (*Co*) an.

Fig. 564.



Äußeres Ohr von Ornithorhynchus in lateraler Ansicht. *M.aud* Gehörgang. *Co* Aurikel. *Aur.a* M. auricularis anterior. *Aur.p* M. auricularis posterior. (Nach G. Ruge.)

In den Befunden bei den Monotremen stellen sich extreme Zustände dar. Der Mangel von Spangen bei Ornithorhynchus lässt diese Bildung als die niedere erscheinen, der auch die Enge des Gehörgangs entspricht. Aus Befunden, welche zwischen diesen beiden liegen, mögen jene der echten Säugethiere entstanden sein.

Der *Gehörgang* ist meist kürzer als bei den Monotremen, aber er verweist zuweilen durch das Vorkommen von *Incisurae santorinianae*, dass die ihn darstellende Knorpelplatte Durchbrechungen besitzt, die wohl auf die Spangenbildungen bei Echidna beziehbar sind.

Fig. 565.



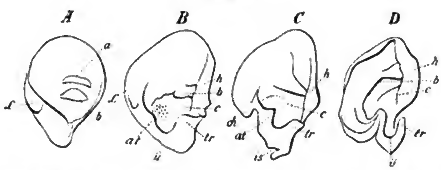
Laterale Seite des Knorpelskelets des äußeren Gehörgangs und der Auricula von Echidna. (Knorpel wie in Fig. 563 und 564 punktirt.) (Nach G. Ruge.)

Der Gehörgang schließt sich proximal an das Tympanicum resp. den Annulus an und bildet bei Echidna ein ziemlich langes, distal sich etwas erweiterndes Rohr (Fig. 565), welches von knorpeligen Ringen gestützt, d. h. offen erhalten wird. Die Ringe sind, wie gesagt, nicht geschlossen, sondern überlassen eine Strecke dem membranösen Abschluss, während sie andererseits unter einander der Länge nach zusammenhängen, so dass die gesammte Stütze des Ganges als *eine einheitliche* sich darstellt. Hinsichtlich der Länge ergeben sich für die übrigen Säuger mehr oder minder bedeutende Reductionen, wobei die unvollkommene Ringbildung des Knorpelskelets erhalten bleibt. Einzelne dieser Knorpeltheile können auch von einander gelöst sein, was wir jedoch ebenso für einen secundären Befund erachten, wie das ansehnliche Volum distaler Stücke, wobei in der Gestaltung des Einzelnen zahlreiche Besonderheiten untergeordneter Art bestehen.

An den äußeren Gehörgang schließt sich continuirlich die Auricula an und bildet zur Aufnahme der durch den Meatus auditorius dem Trommelfell zuzuleitenden Schallwellen, den wichtigsten äußeren Hülfsapparat. Er besitzt schon bei Echidna (Fig. 565) die allgemein unter den Säugethieren verbreitete Form, deren Verschiedenheit in Länge und Ausbreitung in den einzelnen Abtheilungen vorzuführen nicht hierher gehört. *Die Auricula nimmt ihre Entfaltung im Integument*, welches sie äußerlich überkleidet und sich im Innern zur Auskleidung des Gehörgangs zum Trommelfell fortsetzt. Das *Skelet des Gehörgangs* erstreckt sich continuirlich in die Auricula und lässt daraus verstehen, *dass in der Auricula selbst eine mit dem Integument combinirte Entfaltung des äußeren Gehörgangs besteht*. Das Skelet der Auricula giebt auch die Grundlage von Modificationen ab, welche nahe am Übergang des Gehörgangs in die Aurikel erscheinen. Das betrifft vor Allen den *Tragus*, eine Fortsatzbildung des Knorpels der Auricula bei den Monotremen, bei den übrigen Säugethieren noch ein Vorsprung, aber durch einen Einschnitt (Fig. 566 *B*, *ii*) von einem zweiten (*Antitragus*) getrennt. Dabei ergeben sich auch an der Innenfläche der Aurikel eigenthümliche Neugestaltungen, welche gleichfalls vom Knorpel ausgehen. Obwohl es nicht schwer ist, diesen Verhältnissen in allen Abtheilungen nachzugehen, wobei sich ein außerordentlicher Reichthum von Einzelgestaltungen herausstellt, so sei doch hier nur der zu den Primaten führende Weg betreten.

Auf der bei Echidna noch ebenen Binnenfläche der Aurikel sind bei Marsupialiern dem Vorderrande nahe zwei quere Vorsprünge bemerkbar, der untere länger, der obere kürzer, bald wie Klappen sich darstellend (Perameles), bald als Wülste erscheinend, und dann auf der Außenfläche als Vertiefung des Knorpels ausgedrückt (Halmaturus). Im letzteren Fall läuft der untere Wulst etwas gesenkt

Fig. 566.



Rechtes äußeres Ohr von *A* Arctocebus, *B* Lemur coronatus, *C* Lemur sp., *D* Hapale rosacea. *h* Helix. *c* Concha. *a* oberer Querwulst. *b* unterer Querwulst. *tr* Tragus (Anthelix). *at* Antitragus. *ii* Incisura intertragica. *is* Incisura santorini. *L* Laccus. *ch* Cauda helicis.

zum Hinterrand, gegen das untere Ende einer Grube (*Laccus*) (Fig. 566 *L*), welche das Ohr verbreitert und von dem größeren vorderen Theil durch eine scharfe, auch am Knorpel ausgesprochene senkrechte Kante abgesetzt wird. Diese Querfalten erscheinen mir sehr verschiedenen morphologischen Werthes. Vor Allem sind sie nicht gleichartige Auswüchse des Aurikelknorpels. Am ehesten kann man vielleicht die obere so betrachten. Die untere stellt sich dagegen als eine Einfaltung

dar (Arctocebus). Sie enthält auf der Rückseite einen engen Spalt, dessen Wände dicht an einander schließen. Ob diese Bildung, wie es scheint, durch die Muskulatur erzeugt ist, bleibt zu ermitteln, wie auch die eigentliche Bedeutung dieser Falten noch festzustellen ist. Beide Querfalten treffen sich auch bei Prosimiern (Stenops, Arctocebus) (Fig. 566), auch bei manchen Nagern (sehr ausgesprochen bei Dasyprocta), aber die untere hat größere Wichtigkeit, denn sie trennt den unteren tieferen Ohrraum (*Concha*) vom oberen ab und erscheint damit als *Antihelix* (*a*). Bei manchen Prosimiern ist diese Abgrenzung noch sehr unvollständig (Chiromys, Lemur) oder fehlt noch ganz (Arctocebus, Stenops), während sie schon bei manchen Beutlern erkennbar wird. Unter den Primaten besitzen sie vollkommen schon die Katarrhinen, auch die Arctopitheken (Fig. 566 *D*). Indem der obere schon bei Beutelthieren kürzere Querwulst an der unteren Anschluss findet, kommt die Gabelung der Antihelix und die sogenannte *Fossa triangularis* zu Stande (Fig. 566). Die oben als *Laccus* aufgeführte Grube ist auch bei Prosimiern verbreitet, verliert aber bei Manchen ihre vordere scharfe Grenze. Breit und flach zeigt sie sich bei Quadrumanen. In sie läuft die Scapha aus, welche mit der Ausbildung der Helix entsteht. Diese beginnt stets am Vorderrande, aus der Tiefe der Concha sich erhebend. So zeigt sie sich bei einigen Prosimiern sehr ausgeprägt (Lemur), wenn auch mehr als Verdickung, und erstreckt sich als Einkrempung bald bis zu dem oberen Rand der Aurikel (*B, C, D*), bald kommt ihr auch ein hinterer Theil entgegen (*B*), bald läuft die Einkrempung auch über die obere Spitze hinweg. So kommt auch die Helix in einzelnen Stadien zu Stande, bis allerdings schon bei den Affen das Verhalten wie beim Menschen erscheint. Der Helixknorpel läuft in den Boden des Laccus aus, bald breit, bald schmal, als *Cauda helicis*, die schon bei Lemuren beginnt (Fig. 566 *C, ch*).

Die außerordentliche Länge des *äußeren Gehörgangs* von Echidna leitet sich von einer Anpassung an die Weichtheile der Nachbarschaft, vorzüglich an den mächtigen Hautmuskel, ab und bezeugt die weite Entfernung von einem primitiven Zustande. Bei Echidna besitzt er mehrere eigenthümliche Windungen, die auch bei Ornithorhynchus angedeutet sind.

An der Constitution des äußeren Gehörgangs kann auch das Tympanicum theilnehmen, so dass ein Abschnitt als *knöcherner Gehörgang* zu Stande kommt; wir treffen solchen bei manchen Nagern (z. B. Lepus) und Carnivoren, auch bei den Ungulaten und bei den katarrhinen Affen, ähnlich wie beim Menschen.

Wie die Knorpeltheile des äußeren Gehörgangs, so stellt auch der daran geschlossene Auricularknorpel eine *Rinnenbildung* vor, die durch Membran auf kurzer Anfangsstrecke ergänzt wird und mit dem Integument auswachsend in weiter schräger Öffnung sich verliert. Der unvollständige Knorpelabschluss am Anfange gestattet Verschiebungen, auch Einfaltungen der Knorpelränder, woraus, besonders deutlich bei Prosimiern, ein zeitweiser Verschluss des Eingangs hervorgehen kann. Andere dahin abzielende Einrichtungen bestehen in mancherlei Art in verschiedenen Abtheilungen; auch der Tragus kann daran betheiligt sein.

Durch die bei Primaten sich vollziehende Einkrempung (Helix) *des sonst frei auslaufenden oberen Randes der Aurikel wird der Ausdehnung der letzteren eine Schranke gesetzt*, und damit entsteht ein Gegensatz zu den übrigen Aurikelformen, an welchen der freie Theil mehr oder minder weit ausgedehnt in eine Spitze auslaufen

kann. Die Ausdehnung entspringt aus der gegebenen Freiheit dieses Ohrtheils. Die Aurikelspitze kann sich aber auch am eingekrempten Rande der Helix noch erhalten, wie es auch beim Menschen hin und wieder sich trifft (DARWIN).

Das *Ohrläppchen* ist eine erst dem Menschen zukommende Bildung, welche übrigens auch da noch nicht allgemein ist. Sie fehlt niederen Rassen.

Der Außenfläche der Aurikel ist *Muskulatur* zugetheilt, welche dem *Facialisgebiet* angehört. Zwei Muskeln, ein vorderer und ein hinterer, sind schon bei Ornithorhynchus gesondert (vergl. Fig. 564). Wie mannigfaltig auch diese Muskulatur sonst sich darstellt, so leistet doch die Innervation für eine primitive Einfachheit und Einheitlichkeit Gewähr, und wie am Skelet die manchmal auftretende Trennung einzelner Knorpeltheile am Gehörgang, seltener an der Auricula, durch die Vergleichung als ein secundärer Zustand nachgewiesen werden kann, so ist dies auch für jene Muskeln darzuthun. Diese verweisen aber gleichfalls auf den *Hyoidbogen.*

Wie in dieser Beziehung die ersten Zustände des Anschlusses sein mögen, ist unbekannt, denn schon die Monotremen haben einen relativ hohen Ausbildungsgrad erreicht. Sie geben aber vorzüglich durch Ornithorhynchus zu vermuthen, dass ein einheitliches Knorpelstück den Anfang darstellte. Dann könnte wohl ein bei *urodelen Amphibien* vom Hyoid abgegliedertes, hinter dem Quadratum befindliches Knorpelstück den noch indifferenten Zustand jenes Skelets vorstellen.

Über das äußere Ohr siehe G. RUGE, Das Knorpelskelet des äußeren Ohrs der Monotremen — ein Derivat des Hyoidbogens. Morph. Jahrb. Bd. XXV.

Im Gegensatze zu der hier vertretenen *Einheitlichkeit des äußeren Ohrs* hat SCHWALBE eine andere Auffassung gegeben. Er lässt den basalen Abschnitt der Aurikel aus hügelartigen Gebilden entstehen, die er auch bei Embryonen von Schildkröten nachwies und, da sie dem Kiefer- und Hyoidbogen sowie zwei folgenden Kiemenbogen zukommen, mit Verhältnissen von Amphibien vergleicht. Es seien also *vier* Kiemenbogen, d. h. die Anlagen derselben, am Aufbaue der Aurikel betheiligt. Ihre Höcker stellten die Auricularhöcker vor, wie sie in der Anlage des äußeren Ohrs der Säugethiere erscheinen. Wenn man auch annehmen kann, dass jenen Branchialhöckern eine andere Bedeutung zukam, wenn sie als ererbte Bildungen die mammalen Auricularhöcker darstellen sollen — denn dass sie schon bei Reptilien in jener Bedeutung beständen, gewissermaßen als »Ahnungen« des Späteren, wäre als crasse Teleologie zu verwerfen —, so ist doch damit nichts für die Abkunft des »Knorpels« erwiesen, welcher sicher nicht einer Mehrzahl von Kiemenbogen entstammt. Die Ontogenese zeigt nur die Anlage der Aurikel in Verbreitung ihres noch indifferenten Bildungsmaterials über die bei Säugern reducirte Kiemenregion und lässt nichts erkennen, woraus eine Abgabe von Knorpel aus den einzelnen Kiemenbogen zum Aufbaue des äußeren Ohrskelets erschließbar wäre. Dass aber das äußere Ohr sich relativ sehr früh in jener Ausdehnung anlegt, ist nichts Anderes, als eine zeitliche Abweichung der Entwickelung, aus welcher zugleich die Ausdehnung in eine fremde Gegend erfolgt. Dass aber von daher nichts zu dem eigentlichen Aufbaue der Aurikel übergeht, erweist sich aus der exclusiven Innervation der Muskulatur aus dem Facialis, während der R. auricularis vagi nur *Integument* des Gehörgangs und eines Theils der Aurikel versorgt, wie ja auch von Cervicalnerven sogar eine reiche Vertheilung an letztere stattfindet. Das lässt sich so verstehen, dass bei der Phylogenese auf den auswachsenden Gehörgang und die daran angeschlossene Aurikelbildung benachbarte Integumentstrecken auf jene

Theile übertraten und damit in der Überkleidung derselben eine Rolle spielen, welche für die Cervicalnerven durch die Entfaltung der Aurikel zur bedeutenderen wird.

Von diesem Standpunkte aus sehen wir im betreffenden Skelet keine aus dem Integument entstandene Knorpelbildung, sondern den *Hauptbestandtheil des Apparates*, für den der Hyoidbogen das erste Material lieferte. Dem schloss sich Muskulatur an, welche wieder dem Hyoidbogen entstammte und wohl auch für die Entstehung der Faltungen des Auricularknorpels bedeutsam war. Die Überkleidung durch Integument tritt dagegen an Werth zurück, denn es ist eine spätere Zuthat.

Das Fehlen von knorpeligem Gehörgang und Aurikel bei Sauropsiden ist an ein anderes Verhalten des Hyoidbogens geknüpft, wie bei Sphenodon und Lacertiliern sich erweist (vergl. S. 898). Sie sind daher als Objecte für die Erforschung der Anfänge des äußeren Ohrs absolut ungeeignet.

Der gesammte Gehörapparat erscheint als eine Entfaltung des durch das Hyoid repräsentirten Metamers, welchem der N. acustico-facialis angehört. Dorsal ist aus dem Integument der Endapparat des Acusticus entstanden und aus dem ventralen Abschnitt sind die Hülfsorgane hervorgegangen. Columella wie Stapes und Skelet des äußeren Ohrs sammt Muskulatur, die alle dem Facialis unterstellt sind. Wenn auch im Amboß und Hammer Zutheilungen aus dem vorhergehenden Metamer erfolgt sind, über welches der Trigeminus gebietet, so ist in dieser Erweiterung des Apparats in so fern nichts absolut Neues zu sehen, als Kiefer und Hyoidbogen schon bei Selachiern in nahen Wechselbeziehungen stehen.

III. Von den Sehorganen.

Verhalten bei Wirbellosen.

§ 244.

Wenn wir dem lebenden Protoplasma mit Recht Empfindung zuschreiben, so ist damit inbegriffen, dass unter den zahlreichen anderen auf es wirkenden äußeren Agentien auch das Licht wenigstens potentiell eine Wirkung darauf besitzt. Sie muss in niederster Art gedacht werden. Während bei den Protozoen Organe für jene Wahrnehmungen höchst problematisch sind, kommen solche bei den Metazoen zum Vorschein, freilich oft so, dass ihre Function nicht als sicher gelten kann. Das gilt vor Allem von jenen Gebilden, wie sie an dem auch andere percipirenden Organe tragenden Scheibenrande mancher niederen *Medusen* vorkommen. Ectodermale Verdickungen, in denen Sinneszellen unterscheidbar sind, während andere Zellen Pigment führen, werden hier als Augen gedeutet, und dabei gewisse Cuticularbildungen als lichtbrechende Medien angesehen. Bei den Bilaterien ist es der Vordertheil des Körpers, welcher das Centralnervensystem oder dessen als Gehirn unterschiedenen Abschnitt bildet, wo wir Sehorgane bald im Integument, bald darunter befindlich, antreffen. In diesem Falle erscheint die Entfernung vom Ectoderm als ein secundärer Zustand, denn bei manchen *Platt-*

würmern ist das erste Auftreten der später im Körperparenchym sich darstellenden Augen im Ectoderm sichergestellt.

In hohem Grade ergiebt sich die Zahl dieser Organe verschieden, von zweien bis zu hunderten (Polycladen), und mit der Vermehrung zeigt sich auch die Ausbreitung in Zunahme, so dass sie längs des ganzen Körperrandes sich erstrecken können. Wenn bei solcher Verbreitung auch das als Kopfregion erscheinende Vorderende des Körpers für den Sitz jener Organe bevorzugt ist, und bei vielen Plattwürmern hier allein sich Augen erhalten, so bleibt doch auch in den höheren Abtheilungen der Würmer die Bildung vom Kopfe entfernterer als Sehorgane aufgefasster Organe nicht ausgeschlossen, und diese zeigen sich in sehr differentem Befunde. Bei manchen tubicolen Anneliden tragen die fiederbesetzten Tentakel solche Organe, bei anderen Anneliden bestehen sie in metamerer Anordnung, der Metamerie des Körpers gemäß (Polyophthalmus). Endlich ergiebt sich, wieder jener Metamerie (nicht der Ringelung des Integuments) entsprechend, eine Vertheilung hierher gehöriger Organe bei *Hirudineen*. Sie sind in wesentlicher Übereinstimmung mit den in der Kopfregion zu 1—5 Paaren vorhandenen »Augen« gebaut, entbehren aber der diesen zukommenden Pigmenthülle und deuten auch durch manches Andere auf eine Verschiedenheit der Function, welche selbst für die hier als »Augen« aufgefassten Bildungen noch problematisch ist. Auch die, wie schon bei Polyophthalmus, nicht mehr von den Gehirnganglien ausgehende Innervation bildet bei den am Körper vertheilten Organen einen für die Differenz der Leistung bedeutungsvollen Umstand. Dass auch für solche Organe die Entstehung aus noch indifferenteren Hautsinnesorganen anzunehmen ist, wie für die Kopfaugen, ist nicht abzuweisen, sie stellen aber bei der allgemeinen Verbreitung der letzteren *einen späteren Erwerb* vor.

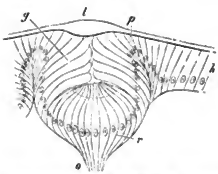
Die große Mannigfaltigkeit in der Structur der Sehorgane schon bei den Würmern entspricht der Divergenz der einzelnen Abtheilungen, von denen fast eine jede, entsprechend dem Aufenthaltsort im Dunkeln, auch augenlose Formen enthält. In der Structur bestehen noch manche sehr unvollständig erkannte Punkte, aber wir wissen, dass schon in den niedersten Abtheilungen *ein percipirender Apparat in Zellen sich darstellt, die dem Ectoderm entsprungen* und die becherartig von Pigment umschlossen sind. Zu diesen mit dem Sehnerven oder einem Ganglion desselben in Zusammenhang befindlichen Formelementen scheinen noch besondere Theile zu gehören, welche stäbchenförmig oder kolbig gestaltet nach außen gekehrt sind. Bald ist jedes Auge von einer einzigen jener Zellen dargestellt, bald sind deren mehrere betheiligt. Daraus entspringt eine Veränderung der äußeren Form. Die Vermehrung der Sehzellen, wie sie besonders bei *polychäten Anneliden* erscheint, lässt sie eine Membran zusammensetzen, die *Netzhaut* oder *Retina*. In dieser trifft sich eine Schichtung, die, wo sie genauer bekannt ist, die nach außen sehende Lage als stäbchenartige Gebilde erscheinen lässt. Die Gestalt der von der Retina dargestellten Hauptbestandtheile des Sehorgans ist schlauchartig von kürzerer oder längerer Ausdehnung, bald dem Gehirn aufgesetzt, theilweise nach innen eingesenkt, bald in freierer Lage. Indem die Retina einen Raum

umgiebt, stellt sie eine nach außen offene *Augenblase* vor, in welche vom Integument her ein *dioptrischer Apparat* sich einsenkt. Eine wie es scheint von der Epidermis gelieferte Substanz füllt beim einfacheren Verhalten den Binnenraum der Augenblase und wird als Glaskörper bezeichnet, während verlängerte Epidermiszellen den Eingang zur Blase verschließen und die integumentale Cuticula die äußere Oberfläche überkleidet (Nephthys, Hirudo). Einheitlicher wird das Auge durch einen von der Augenblase gebildeten vorderen Abschluss (Nereis), und indem endlich noch ein lichtbrechender kugliger Körper als Linse hinzutritt, gelangt das Auge auf eine noch höhere Stufe (Alciope).

Wenn wir auch in diesen Befunden einen phylogenetischen Weg nicht verkennen, so zeigt sich dieser doch nur jeweils innerhalb einer einzigen Abtheilung, während in anderen größere Variationen bestehen. Von solchen erwähne ich nur des Auges der *Chätognathen*, bei denen die äußerlich einheitliche Augenblase durch eine in drei Abschnitte getheilte Retina dargestellt wird. Das Innere nehmen drei linsenartige Körper ein, und zwischen diesen befindet sich zu innerst Pigment. Je ein Abschnitt der Retina entspricht einem Linsenkörper.

Einfacheren Augenbildungen mannigfaltiger Art begegnen wir auch bei den *Crustaceen*, wo sie im Larvenzustande, zum Theil in unpaarem Befunde, charakteristisch sind, und auch unter den *Tracheaten* kommt der Besitz einfacher Sehorgane manchen niederen Abtheilungen zu, sowie er auch wieder die Larvenzustände der Insekten charakterisirt. Aber es ergiebt sich hier die beachtenswerthe Verschiedenheit, dass bei den Crustaceen in den niederen Augenbildungen meist nur ein einziges als lichtbrechend aufzufassendes Organ vorhanden ist und noch keine die Retina darstellende Mehrzahl von percipirenden Elementen vorhanden ist, während eine solche in den sogenannten einfachen Augen der Tracheaten besteht.

Fig. 567.



Durchschnitt durch ein einfaches Auge einer jungen Dytiscus-Larve. *o* Sehnerv. *r* Retina. *g* sogenannter Glaskörper. *p* Übergang zur Hypodermis *h*. *l* Cornea-Linse. (Nach GRENACHER.)

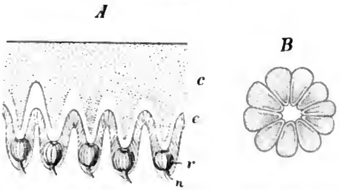
Ein solches ist in Fig. 567 dargestellt, wobei das Ectoderm (die sogenannte Hypodermis) continuirlich in den Übergang zum Sehorgan verfolgbar ist. Der percipirende Apparat (*r*) wird von einer Schicht als Glaskörper gedeuteter Zellen überdeckt, welche ebenso mit der Retina zusammenhängt wie mit dem benachbarten, einen Schutzapparat vorstellenden Hypoderm. Endlich deckt das Ganze die zu einem lichtbrechenden Organ (*l*) (Cornea-Linse) modificirte Cuticula. Das ganze Organ empfängt seine Zusammensetzung aus dem Ectoderm. Die percipirenden Theile sind aber noch einheitliche Zellen, bei denen nur das freie Ende eine Sonderung bietet.

Die Vermehrung der percipirenden Elemente leitet zu einem neuen Bau des Organs. Indem aus vielen, eine Retina zusammensetzenden Elementen eine Anzahl von percipirenden Epidermiszellen sich zu einem einheitlichen Organ (Retinula)

gruppiren, stellt das Ganze ein *zusammengesetztes Auge* (Fig. 568) dar, dessen Einzelbestände für jede Retinula von der einheitlichen Chitincuticula besondere verdickte Abschnitte erhalten (Xiphosuren).

Bei einer ferneren Differenzirung kommt es zu einer noch einheitlicheren Gestaltung des Einzelauges, welches als *Ommatidium* wie ein das zusammengesetzte Auge auf eine höhere Stufe hebender Theil erscheint. Die Zellen der Retinula sind um eine Achse gestellt, die ein mannigfach differenzirtes, stabartiges Gebilde (*Rhabdom*) darstellt, um welches auch Pigment sich häuft. Weiter nach außen folgen die einen Krystallkegel zusammensetzenden, in besonderen Zellen (4) entstandenen Gebilde, während unter der je eine Cornealinse darbietenden Cuticularbekleidung Reste der Hypodermzellen sich finden.

Fig. 568.



Aus dem seitlichen Auge von Limulus. *A* Stück eines senkrechten Durchschnittes. *c* Chitincuticula. *e* Epidermis (Hypodermis). *r* Retinula. *n* Nervenzweig. *B* Querschnitt einer einzelnen Retinula. (Nach E. Ray Lankester.)

Die Vermehrung der Ommatidien kann sehr umfängliche Augen hervorgehen lassen, nach dem Verhalten der Cuticularbekleidung facettirte Augen bildend, wenn die Anordnung der Ommatidien dem Auge eine gewölbte Oberfläche verleiht. Solche Augen sind bei höheren Crustaceen, auch bei Insecten verbreitet, ausschließlich dem Kopf oder der ihn repräsentirenden Region zugetheilt. Die aus Retinulae zusammengesetzte Retina kann aber auch eine concave Entfaltung bieten, wobei eine einheitliche cuticulare Cornealinse für den ganzen Apparat besteht (Mittelauge der Scorpione).

Die Bildung der Krystallkegel, welche in all diesen Sehorganen nicht fehlen und sogar in manchen sehr einfachen Augen voluminös bestehen, ist hinsichtlich ihrer Function zweifelhaft geworden, sie werden jetzt als die percipirenden Theile aufgefasst, nachdem man sich von der dem Wirbelthierauge entnommenen Schablone befreit hat. Eine neue Ausbildung kommt manchen Augen durch die Beweglichkeit zu. Gewisse, sonst sehr einfache Augen sind durch zugetheilte Muskelzüge beweglich, während die cuticularen Bestandtheile davon ausgeschlossen sind (manche Entomostracen), andererseits wird das zusammengesetzte Auge beweglich durch Umbildung der es tragenden Körperstrecke zu einem mit seiner Nachbarschaft articulirenden *Augenstiel*.

Die am Auge der Gliederthiere erreichte hohe Ausbildung kommt weniger durch Betheiligung der Umgebung als durch Differenzirungen des ursprünglichen Bildungsmaterials, der Ectodermzellen und ihrer Cuticula zur Ausführung. Nur

am Nerven zeigt sich eine besondere Theilnahme in dem Bestehen eines vom Opticusganglion differenten Retinalganglions, welches unmittelbar unter der Retina liegt (manche Crustaceen).

Ob der Apparat eines Ommatidiums von dem Krystallkegel bis zur Basis des Rhabdoms eine einzige Hypodermschicht vorstellt oder aus zweien besteht, ist nicht sicher. Jedenfalls repräsentiren Hypodermisreste (Kerne u. dergl.) unterhalb der Cuticula eine Schicht, und in manchen Fällen ist eine solche in scharfer Sonderung vorhanden.

Wiederum der Kopftheil des Körpers trägt bei den *Mollusken* die allgemein zu zweien vorhandenen Sehorgane. Wenn auch diese hier herrschen, so ist doch die Bildung von Augen im Integument anderer Körperregionen noch nicht verschwunden, und sie bietet uns da besonderes Interesse, wo sie die *Entstehung des Auges aus indifferenteren Sinnesorganen* zeigt. Das ist der Fall bei *Placophoren*. Hier werden die Schalenstücke von Canälen durchsetzt, in welchen zum großen Theil Nerven nach der Oberfläche sich vertheilen und hier mit kolbenförmigen, eine Chitinkappe tragenden Gebilden im Zusammenhang stehen. Einzelne dieser Gebilde (*Aestheten*) sind umfänglicher und complicirter, und indem solche bei manchen Chitonarten noch von einer Pigmentscheide umgeben sind, wird hier eine Ausbildung zu Sehorganen wahrscheinlich. Bestimmter als Augen zu deutende Gebilde sind bei Onchidium über den Mantel verbreitet, wo sie auf Papillen stehen. Sie stellen bläschenförmige Gebilde vor, die eine Retina umschließen. Zu dieser tritt aber der Sehnerv, das Auge von innen her durchsetzend.

Den *Lamellibranchiaten* kommen in manchen Gattungen wieder am Mantel, und zwar am freien Rande desselben vertheilte Augen zu. Sie sind bald einfacherer Art, bald von großer Complication. Die ersteren (bei Arca, Pectunculus) zeigen einen Complex von Retinazellen, welche, durch pigmentführende Zellen getrennt, eine convexe Fläche besitzen, wie auch die Gesammtheit der Retina eine gleichfalls convexe Oberfläche darbietet. Weit entfernt von diesen Zuständen zeigt sich die complicirtere Form (Pecten). Die vordere, bedeutend verdickte Wand einer Blase nimmt den größten Theil des Binnenraumes ein und stellt die stäbchentragende Retina vor, während die hintere, schwächere Wand eine metallisch glänzende Schicht bildet (*Tapetum lucidum*), welcher die Retinastäbchen zugekehrt sind. Der Sehnerv theilt sich mit einem Zweige dieser hinteren Wand zu und verbreitet sich bis zu deren Rand, wo er zur Circumferenz der Retina tritt. Ein anderer Zweig des Sehnerven biegt um die abgeflachte Augenblase zu deren Vorderfläche, zum übrigen Theil der Retina sich verbreitend. Vor dieser Augenblase senkt sich eine aus zahlreichen Zellen bestehende Linse ein, und über diese wölbt sich das Integument, über der ersteren eine pellucide Strecke bildend (Cornea), während seitlich davon die Epidermiszellen Pigment führen.

Diese bis zu höchster Complication ausgebildeten Sehorgane an dem Kopfe fremden Körperregionen scheinen den aus einer Änderung der Lebensweise entstandenen Verlust der Kopfaugen zu compensiren, denn auch die Lamellibranchier, wahrscheinlich auch die Chitonen, sind im Larvenzustande am Kopfe mit Augen versehen.

Während in den am Körper, wesentlich am Mantel vertheilten Sehorganen sehr verschiedene Typen der Structur zum Ausdruck gelangten, lässt das bilaterale Kopfauge der Mollusken einen einheitlichen Ausgangspunkt erkennen, von welchem aus eine stufenweise Ausbildung entfaltet wird. Eine grubenförmige Einsenkung des Integuments, deren epitheliale Verdickung die mit Pigment versehene Retina

vorstellt, erscheint als Anfang und erhält sich in diesem Zustande (*Grubenauge*) unter den Prosobranchiaten bei Otocardiern (Patella). Die Ausbildung der Grube zu einer Blase kommt durch Näherung ihrer Ränder zu Stande, und dann zeigt sich der Binnenraum mit einer als Glaskörper aufgefassten Substanz erfüllt. Die Retina bewahrt dabei noch den Zusammenhang mit dem übrigen Ectoderm (Trochus), während sie ihn in anderen Fällen verlässt und dann continuirlich in den vorderen Abschluss der jetzt vorhandenen *Augenblase* übergeht. Der vordere pellucide Abschnitt derselben grenzt dann ans Integument, während der hintere größere die Retina ist. Innerhalb der Augenblase kommt es schon bei Prosobranchiern zur Bildung einer bald sphärischen, bald biconvexen *Linse*, welche vorn an den pelluciden Theil der Augenblase grenzt. So trifft sich das Auge bei der Mehrzahl der *Gastropoden*.

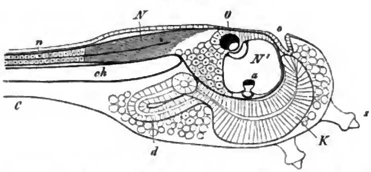
Dass auch bei den *Cephalopoden* das Grubenauge den Ausgang bildet, lehrt Nautilus, bei welchem ein solcher Zustand persistirt, indess er bei den Dibranchiaten durchlaufen wird, denn es geht daraus eine geschlossene Augenblase hervor, mit welcher von der Umgebung abzuleitende Complicationen sich verbinden. An dieser steht der vorderste Abschnitt im Zusammenhang mit einer Linsenbildung, welche sich, aus homogenen Lamellen geschichtet, jener vorderen Wand an ihren beiden Flächen anlagert. Ein hinterer Abschnitt dieser Linse ragt in den die Augenblase füllenden *Glaskörper*, während ein kleinerer, vorderer Abschnitt nach außen sieht. Von der Umgebung der Augenblase bildet sich gegen den vorderen Linsenabschnitt eine *Ringfalte*, als Iris gedeutet, und eine zweite Faltung erhebt sich weiter nach außen und umschließt einen großen Theil des das gesammte Auge (Bulbus oculi) umgebenden Raumes. Aber der Eingang zu diesem erhält sich als eine excentrisch zum vorderen Augensegment gelegene Öffnung, wobei die Hautduplicatur eine Überkleidung des Auges, eine Art von »Cornea« bildet. Damit liefert das Integument einen neuen Hülfsapparat.

In der *Retina* der *Gastropoden* und *Cephalopoden* besteht eine Pigmentverbreitung in besonderen Zellen, welche zwischen den percipirenden Elementen stehen. Auch in diesen ist übrigens zuweilen Pigment vorhanden. An ihnen kommt eine den Stäbchen vergleichbare Bildung vor. Pigmentzellen und Sehzellen bieten bei *Gastropoden* eine gewisse Gruppirung, indem mehrfache Pigmentzellen je eine Stäbchenzelle umgeben, so dass die Retina sich aus Summen von einheitlichen Zellgruppen zusammensetzt. Diese werden von einer cuticularen Bildung überlagert, welche mantelartig das Ende der Stäbchenzelle umschließt (Stäbchenmantel) und seine Entstehung von den zugehörigen Pigmentzellen zu nehmen scheint. Den *Cephalopoden* kommt keine so regelmäßige Vertheilung von beiderlei Elementen der Retina zu, und *zwischen* den Pigmentzellen finden sich, von mehreren der letzteren aus entstanden, die als *Rhabdome* aufzufassenden Stäbchen vor. Für vieles Andere liegen die Thatsachen nicht klar genug zu einer genauen Vergleichung, allein im Ganzen kann doch erkannt werden, dass wenigstens die histologische Sonderung in der Retina zu ähnlichem Ergebnis wie bei Arthropoden geführt hat.

§ 245.

In den mannigfaltigen Bildungen des Sehorgans waltete die *ectodermale Entstehung* des percipirenden Apparats, wie sie am klarsten bei Arthropoden und Mollusken hervortrat. Einem anderen Zustand begegnen wir bei den *Tunicaten*, indem hier das Centralnervensystem (Gehirn) das Auge entstehen lässt. Es ist damit keineswegs ein Gegensatz zur ectodermalen Genese ausgesprochen, denn auch das Gehirn ist ectodermales Product. Die vom Ectoderm sich abschnürende Gehirnanlage lässt bei Ascidienlarven einen Raum entstehen, an dessen tieferem Theil wie das Gehirn, so auch das Auge sich sondert. Da an der Wand dieses als Gehirnblase aufgefassten Raumes auch das Gehörorgan entsteht, so kann es als *Sinneskammer* bezeichnet werden. In dieser erscheint das *einzige* Auge (Fig. 569 *O*), welches durch eine, von radiär angeordneten Zellen dargestellte Retina sich zu erkennen giebt. Jene convergiren zu einer Pigmentmasse, auf welcher ein lichtbrechender Körper als »Linse« sitzt. Sie wird durch eine Cuticularbildung fixirt. Die mehr oder minder in die Retina eingesenkte Pigmentmasse wird wahrscheinlich von Theilen der Sehzellen, vielleicht durch Stäbchenbildungen derselben, durchsetzt, denn nur so kann der Apparat verständlich werden.

Fig. 569.



Ascidienembryo mit nur einem Theile des Schwanzes *C*. *N*, *n* Nervensystem. *N'* Sinneskammer. *a* Gehörorgan. *O* Auge. *d* Darmanlage. *K* Kiemenhöhle. *o* Mund. *ch* Chorda. *s* Tentakel. (Nach v. KUPFFER.)

Während der Sehapparat der Ascidien mit dem Ende des Larvenlebens verschwindet, kommt er bei den *Salpen* dem ausgebildeten Thiere zu, wieder als eine der oberflächlichen Schichten des Gehirns. Bei der solitären Form trifft er sich meist in Hufeisenform. Bei der Kettenform erhebt er sich gestielt vom Gehirn und bietet wieder besondere, nach verschiedenen Richtungen gestellte Gruppen (meist drei), durch welche sowohl dorsal als auch ventral Wahrnehmung stattfinden kann. Die Retina erscheint mit einer Pigmentüberkleidung in einer einfachen Zelllage. Es kommen aber auch pigmentfreie Gruppen von Rindenzellen des Gehirns vor. Besondere lichtbrechende Theile fehlen dem Auge der Salpen, aber es spielt wohl in dieser Richtung eine Rolle das als Cornea fungirende Integument, welches besonders in der solitären Form den das Auge umgebenden Blutraum schildförmig überkleidet. Dieser Blutraum repräsentirt zugleich eine bedeutende Differenz in der Lage des Auges in Vergleichung mit jenem der Ascidienlarven.

Indem die Sinneskammer der Ascidienlarven einen mit dem Gehirn aus dem Ectoderm entstandenen Raum darstellt, dessen Wand, wenn auch nur vorübergehend,

den Zusammenhang des Gehirns mit dem Ectoderm vermittelt, erscheint ein viel primitiverer Zustand als bei den Salpen, deren Auge durch die Beziehung zu einem Blutraum von dem problematischen gemeinsamen Ausgangspunkt entfernter sich findet.

Der Überblick auf die Sehorgane der Wirbellosen zeigt in den einzelnen, hier nur kurz betrachteten Abtheilungen eine bedeutende Divergenz, innerhalb welcher die directe oder indirecte Abstammung des percipirenden Apparats aus dem Ectoderm das einzig Gemeinsame darbietet. Die speciellen Einrichtungen verweisen auf qualitativ wie quantitativ recht verschiedene Arten der Perception des Lichtreizes, und darin lassen sich Anpassungen erkennen, welche aus dem Organismus und seiner Beziehung zur Außenwelt mannigfaltig entspringen. Kaum erst mit dem thatsächlichen Befund vertraut, stehen wir auch hier der vollen Erkenntnis derselben noch fern, aber wir sehen, wie sich diese doch nach und nach zu erschließen beginnt.

Von den Sehorganen der Wirbelthiere.

Niedere Zustände.

§ 246.

Wenn wir Pigmentflecke als Andeutungen von Augen gelten lassen, so kommt hier schon *Amphioxus* in Betracht, bei welchem ein unpaarer dunkler *Pigmentfleck* in der vorderen Wand des blasenförmigen Vorderhirns liegt, ohne bis jetzt structurelle Complicationen irgend welcher Art erkennen zu lassen. Wahrscheinlich liegt hier ein aus einer Rückbildung entsprungener, ein rudimentärer Zustand vor, für dessen supponirten ausgebildeten Status wir keine sicheren Anknüpfungen besitzen, wenn wir auch immerhin an die unpaaren Augen der Ascidienlarven denken mögen.

Noch um Beträchtliches weiter sind die Befunde der *Cranioten* entfernt. Sie beginnen wieder mit zum Theil problematischen Verhältnissen. Die Anlage des Sehorgans ist an jene des Gehirns geknüpft, und *darin ergiebt sich ein von allen Wirbellosen mit einziger Ausnahme der Tunicaten* (s. oben) *entfernter Zustand.* Noch auffallender ist die erste Erscheinung der Augenanlage in mehreren, ja sogar vielen Paaren, wie sie im Anschluss an die Augenblase bei Selachier-Embryonen, aber auch bei anderen Vertebraten dargestellt worden sind (W. A. Locy). Die Deutung dieser Serien von Auftreibungen im Bereich des Centralnervensystems als Anlagen von Sehorganen, welche nicht zur Ausbildung gelangen, hat keine andere Basis als die allgemeine Ähnlichkeit mit der größeren echten Augenblase, und weder das fernere Schicksal, noch die Vergleichung mit niederer stehenden Organisationen liefert jener Annahme ein günstiges Fundament. Ohne sie desshalb zurückzuweisen, müssen wir sie doch als noch weiterer Stützen bedürftig ansehen und dürfen bei der Frage von der »Vorgeschichte« der Sehorgane nur von thatsächlichen Zeug-

nissen ausgehen. Diese kann man wohl in dem Vorkommen eines *medianen Auges* bei Petromyzonten, anuren Amphibien, bei Sphenodon und Lacertiliern finden, bei den ersteren sogar in paarigem Zustand. Da auch bei den anderen Andeutungen eines zweiten Organs vorhanden sind, könnte man schließen, es seien diese Organe allgemein *paarig* gewesen, ebenso in allgemeiner Verbreitung. Wir werden aber sehen, wie die Structur dieser Organe von jener der anderen Sehorgane bedeutend differirt, so dass die Vorstellung einer An- oder Einreihung mit den letzteren keine Begründung empfängt.

Der Zustand gleichmäßiger Ausbildung dieser Organe ist bis jetzt unermittelt; die Rückbildung und der daraus hervorgegangene Schwund erfolgte vielleicht mit der Ausbildung des vollkommeneren Sehorgans. Dass es sich um ein Sehorgan auch bei dem in Rede stehenden Organ, auf welches Leydig zuerst aufmerksam gemacht hat, handelt, ist aus der Structur zu begründen, welche allerdings manches mit niederen Augenbildungen Gemeinsames hat. Aber wir sind noch keineswegs sicher, ob jene niederen, als Sehorgane gedeuteten Gebilde, in der That solche sind, so dass wir auch andere Meinungen darüber für nicht verwerflich halten dürfen. Dass in ihm Werkzeuge für die Perception der Wärme bestehen, ist nicht von der Hand zu weisen, aber es bleibt doch nur eine Annahme. In der Rückbildung auf sehr verschiedenen Stufen sich zeigend, ist das Organ in die »Zirbel« zu verfolgen, die beim Gehirn Beachtung fand.

Die constante Lage, in welcher das fragliche Organ sich findet, lässt es als *medianes* Auge von dem *lateralen* unterscheiden, wenn wir auch zugeben können, dass die mediane Lage relativ erst spät erworben ist.

W. A. Locy, Contrib. to the Structure and development of the vertebrate Head. Morphol. Journal. Vol. XI. Derselbe, Accessory optic vesicles in Chirk Embryo. Anat. Anz. Bd. XIV.

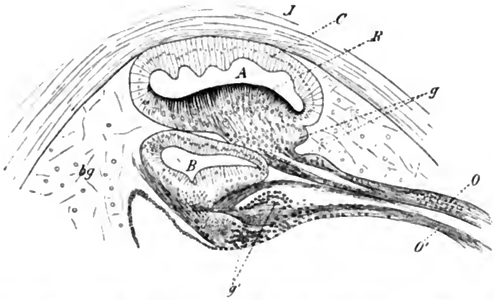
Vom medianen Auge.

§ 247.

Das als unpaares Auge bezeichnete Organ (auch Stirnorgan, Stirnauge, Parietal- oder Pinealauge benannt) erweist seinen Beginn bei den *Cyclostomen*, wo es bei den Myxinoiden ziemlich verändert, bei den Petromyzonten dagegen schon in der auch in höheren Abtheilungen vorhandenen Structur sich darstellt. Es besteht hier aus zwei gleichartig gebauten Theilen, einem größeren oberen und kleineren unteren, die beide zusammen in einem unterhalb des Integuments befindlichen Raum, von Bindegewebe umgeben, an einander angeschlossen sind (Fig. 570 *A*, *B*). Das größere Augenbläschen stößt dicht an das Integument und zeigt wie das kleinere eine continuirliche Zellschicht als Wandung. Die äußere obere ist durchaus hell und gegen den Binnenrand mit einigen wohl Faltungen entsprechenden Vorsprüngen, die am kleineren Bläschen fehlen. In beiden Bläschen repräsentirt die vordere Wand eine Pellucida. Die untere Wand stellt sich mehr oder minder gegen den Binnenraum gewölbt dar und besitzt zwischen den

inneren Enden ihrer Zellen dunkles Pigment, welches an dem kleineren Bläschen fehlt. Noch mehr als durch das Pigment kommt das Verhalten der Nerven der Auffassung jener Schicht als einer percipirenden zu Gute, indem der Ganglienzellen führende Nerv (*O*,*O'*) unter den Bläschen je in eine starke Ganglienbildung (*g*,*g'*) übergeht,

Fig. 570.

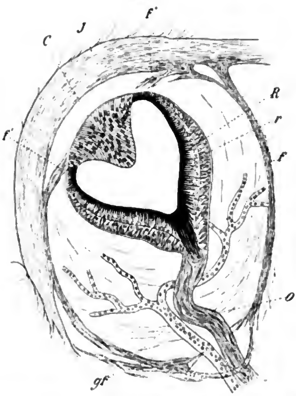


Medianes Auge von Petromyzon. *J* Integument. *bg* subcutanes Bindegewebe. *A* großeres, *B* kleineres Bläschen. *C* äußere Wand. *R* innere Wand. *g*, *g'* Ganglien. *O*, *O'* Nerv. (Nach OWSJANNIKOW.)

welche unmittelbar der Zellschicht angeschlossen ist und damit den Schein erweckt, als sei letztere hier mehrschichtig. In dem Zutritt der Nervenfasern zum Ganglion bestehen einige Besonderheiten, und zwar für beide Bläschen ziemlich übereinstimmend. Wir dürfen daher gemäß der Übereinstimmung der structurellen Grundzüge beider, sie auch als morphologisch gleichbedeutende Gebilde erachten, von denen das eine durch seine oberflächliche Lage begünstigt, das ausgebildetere ist, und dieselbe mit dem Nerv zusammenhängende Strecke der Bläschenwand erscheint der Retina, wie sie bei manchen Würmern oder Mollusken besteht, vergleichbar, aber an dem unteren Bläschen besteht unverkennbare Reduction. Wenn auch die beiden Bläschen in asymmetrischer Lage sich finden, so ist doch wohl eine ursprüngliche Symmetrie anzunehmen, und jene Lagerung ist ein secundärer Befund. Wie er entstand ist unermittelt, und es ist ebenso ungewiss das functionelle Verhalten der beiden Bläschen zu einander. Die *Gnathostomen* zeigen die Reduction weitergeführt, indem einmal eines der Bläschen als solches bis auf unansehnliche Rudimente verschwunden und das andere nur in wenigen Abtheilungen erhalten bleibt. Es zeigt sich bei manchen anuren Amphibien, Rhynchocephalen und Lacertiliern in der Scheitelregion als Pigmentfleck unter dem hier des Pigments entbehrenden Integument. Die größere Verbreitung wird bei fossilen Formen durch das *Foramen parietale* ausgedrückt, welches die Lage des Organs andeutend bei Stegocephalen, auch bei Reptilien vorkommt.

Betrachten wir es näher bei *Rhynchocephalen*, wo es in seiner Gestalt vollständiger erhalten scheint als bei Amphibien und Lacertiliern, die es mehr comprimirt darbieten, so finden wir es vor Allem, wieder in Übereinstimmung mit Petromyzon, vom äußeren Integument an einer Strecke umschlossen, aber verschieden von Cyclostomen, von einem mit weichem Gewebe erfüllten Raum (Fig. 571) umgeben, welcher das Foramen parietale einnimmt, und auch Blutgefäße (*gf*) führt. Dadurch kommt es zum Anschein einer Sonderung in der Augenumgebung, wozu auch noch die wie eine gewölbte, einer Cornea ähnliche, vor dem Auge befindliche Integumentstrecke (*J*) nicht unwesentlich beiträgt. Die Blase liegt nicht direct jener Integumentstrecke an, sondern ist davon abgerückt, wird aber durch Bindegewebszüge (*f'*) an ihrem Vordertheil dort befestigt. Ob das ein natürliches Verhalten repräsentirt, mag dahingestellt bleiben. Die Blase ist in ihrer Structur an das Verhalten bei Petromyzon anzureihen (vergl. Fig. 570). Zu ihrem hinteren Ende tritt ein starker Nerv (*O*) durch die entsprechende Blasenwand. Dass die Verdickung der Wand des Organs mit ihrer äußeren Lage (*r*) dem den Nerven selbst abgehenden Ganglion entspricht, ist wahrscheinlich. Die Pigmentirung der Innenschicht (*R*) hat eine bedeutendere Ausdehnung, und wenn sie sich noch gegen den Nerven zu erstreckt, so spricht das doch nur für den Zusammenhang. Am meisten ist die vordere Blasenwand (Pellucida) verändert, indem sie einen ins Blasenlumen vorspringenden Zapfen (*C*) als epitheliale Verdickung vorstellt, welche mit einer »Linse« verglichen werden darf, wie die hintere mit einer Retina.

Fig. 571.



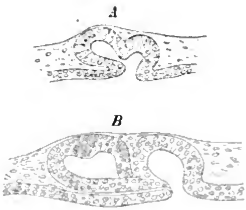
Parietalauge von Sphenodon punctatum. *J* Integument. *f* Faserhaut mit *f'* abgelösten Theilen. *O* Nerv. *gf* Blutgefäß. *R* hintere Wand der Blase. *r* äußere Schicht. *C* vordere Wand (Pellucida). (Nach BALDWIN SPENCER.)

Wird in diesem Fall der Anschein eines Sehorgans geboten, sobald man die Befunde bei Wirbellosen dabei in Betracht zieht, so ist doch damit keine Verknüpfung mit dem späteren Auge gegeben, und auch in der Rückbildung ergeben sich neue Fragen. Wenn bei manchen *Lacertiliern* die Pellucida wahrhaft linsenartig geformt ist, während der Nerv des Auges der Reduction erlag, so sind damit für die Function des Organs nur neue Fragen gestellt. Schwinden des Nerven bei dem Organ der Lacertilier ist in diesem Sinn beachtenswerth.

Am meisten sind die differenten Befunde bezüglich des Zusammenhanges mit

dem Gehirn Hindernisse der Erkenntnis der Paarigkeit der Organe, und damit auch der Beziehung auf die oben erwähnten Anschwellungen. Sicher ist nur, dass an der Decke des Zwischenhirns rudimentäre Gebilde mancher Art vorkommen, von denen das hauptsächlichste in der *Epiphyse* oder Zirbel (Glandula pinealis) besteht, welche man auch als aus dem fraglichen Auge entstanden sich vorstellt (vergl. S. 775). Aber letzterem sollen differente Gebilde entsprechen. Dem oberen Bläschen von Petromyzon, dessen Nerv von der hinteren Commissur kommen soll, soll ein ähnlich innervirtes Bläschen der Knochenfische entsprechen, welches auch bei Lacertiliern besteht. Das untere Bläschen von Petromyzon hätte sein Homologon in einem bei Knochenfischen vollständig abgeschnürten Gebilde, und bei Lacertiliern in deren Pinealorgan. Der Nerv führt zum Ganglion habenulae, geht aber verloren. Auch als Parapinealorgan, Paraphysis ist eines der Bläschen bezeichnet worden.

Fig 572.



Anlage des Parietalauges von Lacerta agilis in zwei Stadien (*A*, *B*). (Nach BÉRANECK.)

Bei aller Verschiedenheit der Deutungen ist so viel sicher, dass auch unter den Gnathostomen ein paariges Organ angelegt wird, von welchen eines vor dem anderen liegt und damit die Verschiebung ausdrückt, wie sie auch bei Petromyzon sichtbar ist. Ein Organ kommt hinter das andere zu liegen, wobei die Anpassung an die Räumlichkeit ursächlich wirken mag. Das dabei den Vorrang erhaltende kommt zur Ausbildung (Fig. 572 *B*), während das andere der Reduction verfällt.

Aus der zahlreichen Literatur führe ich an: F. LEYDIG, Das Parietalorgan der Amphibien u. Reptilien. Abhandl. der SENCKENBERG. Naturf. Gesellsch. Bd. XVI. 2. W. B. SPENCER, Presence and structure of the pineal Eye in Lacertilia. Quart. Journal of Microscop. Sc. 1886. ED. BÉRANECK, Das Parietalauge der Rept. Jen. Zeitschr. Bd. XXI. und Anat. Anz. 1893. Nr. 20. J. BEARD, The Parietal Eye of the cyclostome Fishes. Quart. Journal of Micr. Sc. 1888. PH. OWSJANNIKOW, Über das dritte Auge von Petromyzon. Mém. Acad. imp. de St. Pétersbourg. VII. Série. T. XXXVI. STUDNIČKA, Sur les organes pariétaux de Petromyzon. Prag 1893. CH. HILL, The epiphysis of Teleosts and Amia. Journ. of Morph. Vol. IX. KLINCKOWSTRÖM, Beitr. z. Kenntnis des Parietalauges. Zool. Jahrb. Bd. VI. STRAHL u. MARTIN, Die Entwick. d. Parietalauges bei Anguis und Lacerta. Arch. f. Anat. u. Phys. 1888.

Vom lateralen (paarigen) Auge.

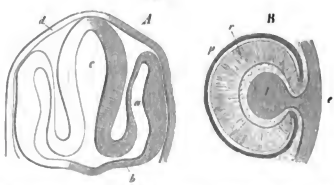
Sonderung.

§ 248.

Wie das mediale Auge ist auch das laterale dem Gehirn entsprungen, wenn auch in etwas anderer Art. Ausbuchtungen des Vorderhirnraumes erscheinen als Blasen, die nach der Seite und zugleich etwas nach hinten zu gerichtet sind. Es ist jener Theil des Vorderhirns, welcher später dem Zwischenhirn zufällt; damit trifft sich das laterale Sehorgan mit dem medialen in einem und demselben Hirnabschnitt. Der relativ bedeutende Umfang dieser *primären Augenblase* entspricht

nicht der Entfaltung ihres mit dem Gehirnlumen zusammenhängenden Binnenraumes, und die unter dem Ectoderm sich verbreitende Blase bietet mit der Volumszunahme eine Abplattung (Fig. 573 *A*, *a*). Die Blasenform geht damit verloren, indem Strecken der äußeren Wandung gegen die innere sehen. Diese erfährt noch weitere Ausprägung durch einen an das Ectoderm geknüpften Vorgang. In diesem erscheint eine Verdickung und dann eine Grubenbildung, die, sich später vom Ectoderm abschnürend, die Anlage der *Linse* repräsentirt. Die Entstehung der letzteren drängt anscheinend die laterale Wandfläche der Blase gegen die mediale, und dabei vertieft sich zugleich die primäre Augenblase zu einer die Linse aufnehmenden Grube, und es erscheint die äußere Wand wie gegen die innere eingestülpt (*B*). Dieser Process beschränkt sich aber nicht auf die laterale Wand, er setzt sich von da auch auf die untere Wand fort, in welcher der »Stiel« der Augenblase zum Gehirn tritt (vergl. Fig. 573 *A*). So geschieht die Umwandlung der primären Augenblase in die *secundäre*, welche Becherform besitzt. Man fasst den Vorgang als »Einstülpung« auf, womit jedoch nur das Äußerliche bezeichnet wird, vielmehr ist es ein Wachsthumsvorgang.

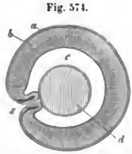
Fig. 573.



A senkrechter Querschnitt durch die Kopfanlage eines Knochenfisches. *c* Gehirn. *a* primitive Augenblase. *b* Stiel derselben. *d* Ectoderm. *B* Bildung der secundären Augenblase. *p* äußere, *r* innere Schicht der primitiven Augenblase. *e* Hornblatt (Epidermis), in die secundäre Augenblase die Linse *l* einsenkend. Dahinter Glaskörper. (Nach S. Schenk.)

An dem *Augenbecher* oder der secundären Augenblase macht sich eine Sonderung der beiden Wandstrecken geltend. Die äußere oder laterale Wand verdickt sich, wie das bereits während des Auswachsens der Blase sich gezeigt hatte (Fig. 573 *A*). Es entsteht aus ihr die *Retina*, während die äußere Lamelle, eine einfache Epithellage bleibend, Pigment in sich sammelt und das *Tapetum nigrum* bildet. Beiderlei Schichten gehen da, wo die Einfaltung geschah, in einander über, und da der Vorgang von der lateralen Seite her nach unten auf den Stiel der Augenblase sich fortgesetzt hatte, erstreckt sich nach dem Schluss der Blase durch dieselbe eine *Spalte* (Fig. 574 *s*).

Fig. 574.



Durchschnitt durch die secundäre Augenblase eines Fischembryo, senkrecht auf die »Chorioidealspalte« *s*. *a* äußere, *b* innere Lamelle der Augenblase. *c* Glaskörper. *d* Linse. (Nach S. Schenk.)

Somit ist jetzt der Sehapparat aus dem zweischichtigen Augenbecher dargestellt, dessen Stiel zum Sehnerv ward, und dessen Öffnung die Linse, den ersten lichtbrechenden Apparat, umfasst. Stellen wir uns noch vor, dass sowohl hinter der Linse, als auch im Anschluss daran durch die vorerwähnte Spalte blutgefäßführendes Bindegewebe ins Innere des Augenbechers eindrang, so ist damit der

Apparat auf einer ersten Stufe, in welcher bereits die Vorbereitung für Folgendes sich erkennen lässt. Das gefäßführende Bindegewebe, wie es schon in den Augenbecher drang und hier den zwischen Linse und Retina hervorgehenden Glaskörper bildet, umschließt auch den Becher und lässt eine gefäßreiche Hülle entstehen, die *Tunica vasculosa.* Während im Glaskörper der Schwund der Blutgefäße eine pellucide Substanz entstehen lässt, waltet in der T. vasculosa eine Ausbildung der Gefäße, und sie sondert sich in einen vor der Linse und einen hinter derselben außen auf der Retina verbreiteten Abschnitt: *Chorioides* und *Iris.* Wie hier dem Sehorgan ursprünglich fremdes Gewebe zu wichtiger Organbildung dem Auge zugefügt wird, so trifft sich noch ein fernerer Anschluss, welcher als Stützgewebe nochmals von außen hinzukommt. Dabei ist das Integument betheiligt (Conjunctiva) und der ganze Apparat erhält einen äußeren Abschluss, welcher medial in der *Slerà,* lateral oder nach vorn in der Cornea erscheint. Dann ist der vom Augenbecher ausgegangene optische Apparat zu einer Einheit, dem *Augapfel,* ausgestaltet; er bildet eine Dunkelkammer, deren Hintergrund die Retina auskleidet, zu welcher das Licht durch die Pupille der Iris Zugang findet, nachdem die durchscheinende Faserhaut der Cornea den ersten Eintritt gestattet.

Die Bildung eines *Bulbus oculi* von der angedeuteten Art unterscheidet dieses Vertebratenauge nicht bloß vom Parietalauge, sondern auch von den Augenbildungen Wirbelloser. Nirgends besteht jene große Selbständigkeit des Augapfels, die sich hier sogar zu eigener hochgradig entfalteter Bewegbarkeit erhebt. Wenn hin und wieder eine Bulbusbildung sich zeigt (z. B. bei Cephalopoden), so ist diese ganz anderer Ausführung und bietet mit jener der Vertebraten keine Verknüpfung.

Liegt die Ontogenese des Bulbus klar vor uns, so ist das Gegentheil der Fall mit der Phylogenese. Jeder Schritt derselben geschieht für uns im Dunkeln, und bei allen bei der ersteren sich ergebenden einzelnen Stadien erheben sich Fragen, auf welche die Antwort, wenn sie sich nicht in Vermuthungen ergehen will, besser sich zurückhält. Wahrscheinlich bestand ein sehr langer phylogenetischer Weg, dessen einzelne Strecken wir ontogenetisch nur in bedeutender Verkürzung und Umgestaltung wahrnehmen. Dieses dürfte vor Allem für die Vorgänge an der primären Augenblase gelten, durch welche der das Wirbelthierauge am schärfsten charakterisirende Zustand zu Stande kommt, die »Invagination« der Augenblase und das *Verhalten der Retina, an welcher die percipirende Schicht im Bulbus nach außen gekehrt ist, so dass die Lichtstrahlen, um zu ihm zu gelangen, die Dicke der Retina durchsetzen.* Darin liegt zugleich die Besonderheit des lateralen Vertebratenauges, welche verleitet, bei Wirbellosen Anschlüsse aufzustellen, wenn auch in manchen Fällen für Einzelnes Ähnlichkeiten bestehen.

Mannigfaltige Zustände des Auges gehen auch aus der Rückbildung hervor, welche zum Theil aus der Lebensweise im Dunkeln entspringt. C. Kohl, Rudimentäre Wirbelthieraugen. I. 1892. II. 1893. Nachtrag 1895. in Bibliotheca zoologica.

Gestaltung des Augapfels.

§ 249.

In der Gestalt des Bulbus bieten sich vielfache Unterschiede, welche weniger den hinteren, der Außenwelt abgekehrten, mehr den vorderen, dem Licht zugewendeten und damit der Anpassung mehr unterworfenen Theil betreffen. Hier ist es die Cornea, welche, an die Sclera gefügt, durch ihre bald mindere; bald bedeutendere Krümmung Einfluss äußert. Mit der Cornea ist der vordere Abschnitt plan bei der Mehrzahl der Fische, wobei zugleich der Umfang der Cornea gegen den des übrigen Bulbus am beträchtlichsten ist. Dass in dieser, einen bedeutenden Lichtzugang zum Auge gestattenden Gestaltung Verknüpfung mit den Beziehungen des umgebenden Mediums bestehen, begreift sich ebenso leicht, als in vielen anderen Punkten die Wechselbeziehung zwischen Organ und äußerem Einfluss hervortritt. Aber wenn auch jene Beziehung des Aufenthalts im Tiefwasser die geminderte Lichtintensität durch Vermehrung des Zugangs zum Auge compensirt, so ist damit zwar die Anpassung verständlich, aber sie wird nicht als nothwendig erwiesen, da jene Augenform keineswegs exclusiv besteht und eine Minderung des Umfangs der Cornea ebenso auch bei manchen Bewohnern der Tiefe vorkommen kann. Es ist also nicht bloß ein einziger Factor hier wirksam, sondern es bestehen jeweils deren mehrere, welche zur Vorsicht mahnen, jene physiologischen Beurtheilungen, wie plausibel sie auch scheinen mögen, doch nicht als fest begründete Lehrsätze anzusehen.

Bei einer im Verhältnis zum Gesammtbulbus kleineren Cornea entsteht eine mehr kuglige Bulbusform, welche wiederum zahlreiche Modificationen darbietet. Einmal wird die Gestalt des Bulbus von dem Grade der Wölbung der Cornea beherrscht, und dann ergeben sich auch am scleralen Theil noch besondere Instanzen. Die daran durch eine Furche (Sulcus corneae) bezeichnete Verbindungsstelle der Cornea mit der Sclera kann sich zu einem breiteren, von beiden Grenztheilen abgesetzten Ring entfalten. Dieser Verbindungstheil gewinnt bei den Sauropsiden eine bedeutendere mit dem Ciliarapparat verknüpfte Ausprägung, besonders bei Vögeln, wo er ein trichterförmiges Zwischenglied vorstellt. Der Bulbus ist dadurch in drei Abschnitte getheilt. Aus der Stellung des Bulbus am Kopf und vielen anderen Beziehungen entspringen gleichfalls Factoren für die Modification der Bulbusform. In den Dimensionen der Augenachsen finden sie im Allgemeinen ihren Ausdruck.

Die Bestandtheile des Augapfels.

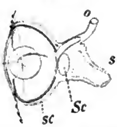
§ 250.

Sclera und Cornea. Diese beiden, äußerlich den Bulbus abgrenzenden »Häute« scheinen bei der Fortsetzung von Theilen der Sclera in die Cornea als eng zusammengehörige Bildungen, allein für jedes der beiden waltet doch ein besonderer Aufbau, welcher jedem ein gewisses Maß von Selbständigkeit zuweist.

Für die *Sclera* bildet ein *knorpeliger Zustand* den Ausgangspunkt. Denselben besitzen Selachier, Chimären und Ganoiden, und auch bei vielen Teleostei erweist sich noch Knorpel, welcher jedoch nicht immer die ganze Sclera durchsetzt. Um die Eintrittsstelle des Sehnerven können größere Strecken frei von Knorpel bleiben oder es schwindet auch sonst die Continuität. Auch bei den Amphibien besteht noch eine großentheils knorpelige Sclera, dann bei Sauropsiden: Schildkröten, Lacertiliern und Vögeln, und unter den Säugethieren bei Monotremen, von denen Echidna den Knorpel in großer Ausdehnung, Ornithorhynchus ihn als Plattenstück besitzt. Dass der Scleralknorpel eine allgemeine Einrichtung war, geht aus seiner Verbreitung zweifellos hervor und lässt die Frage entstehen, woher diese Skeletbildung stamme.

In dieser Hinsicht ist noch ein anderes Verhalten der Sclera in Betracht zu ziehen. Bei den Selachiern bietet die Sclera in der Nähe der Eintrittsstelle der Sehnerven eine *gelenkartige Fläche* (Fig. 575 *Sc*), welche mit einem vom Cranium ausgehenden Knorpelfortsatz (*s*), durch lockeres Bindegewebe angeschlossen, articulirt. Der Fortsatz erscheint terminal sehr verschieden, bald in eine scheibenförmige oder eine quadratische Platte übergehend, bald in Knopfform geendigt. Vom Cranium geht er stets von der gleichen Stelle aus, an der Orbitalwand, hinter dem Foramen nervi optici. An ähnlicher Stelle verläuft bei Ganoiden (Acipenser) und vielen Teleostei ein fibröses Halteband (Tenaculum), welches wohl als Rudiment jenes Apparats zu betrachten ist. Dieser tritt damit in eine größere morphologische Bedeutung. Jene orbitale Bulbusstütze weist auf einen ehemaligen Zusammenhang der Sclera mit dem Cranium. In welcher Art dieser bestand, ist für jetzt nicht möglich zu bestimmen, allein die Frage der Herkunft jenes Knorpels bleibt damit doch bestehen, und der alten Annahme, dass überall Knorpelgewebe aus Bindegewebe hervorgehen könne, kann auch hier keine Berechtigung zukommen.

Fig. 575.

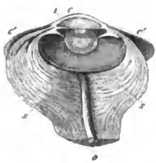


Horizontaler Durchschnitt durch das linke Auge von Raja. *o* Sehnerv. *s* Knorpelfortsatz des Craniums. *sc* Sclera. *Sc* gelenkkopfartiger Theil der Sclera. (Nach W. SÖMMERING.)

Schon bei Ausbildung der knorpeligen Sclera nimmt auch Bindegewebe an letzterer Theil, in so fern mehr oder minder perichondrisches Gewebe vorhanden ist. Eine Minderung des Knorpels lässt dieses Bindegewebe in den Vordergrund treten, wie es schon bei dem partiellen Knorpelschwund in der Sclera eine Rolle spielt. Das zeigt sich in sehr mannigfacher Weise bei den Knochenfischen, deren einige wenige (unter den Aalen und Welsen) schon in den Besitz einer rein fibrösen Sclera gelangt sind. Ob bei Petromyzon das Fehlen des Knorpels aus einer Reduction desselben entsprang, muss zweifelhaft bleiben. Dagegen ist angesichts der Verbreitung des Knorpels in niederen Abtheilungen dessen Fehlen bei den Mammalia aus Rückbildung hervorgegangen, die bei Monotremen noch in Stadien erkennbar ist. Die fibröse Sclera der Säugethiere compensirt durch Festigkeit ihres Gefüges, hin und wieder auch durch Dicke, den Verlust des Knorpels, und erscheint zugleich großentheils als Fortsetzung der Duralscheide des Sehnerven. In einzelnen

Fällen hat sie eine bedeutende Mächtigkeit erlangt, wie bei den Walthieren (Fig. 576 *s*), wo sie zugleich von der Sehnervenscheide wenig scharf sich abgrenzt.

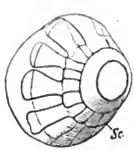
Fig. 576.



Auge von Balaena mysticetus. Horizontalschnitt. *i* Iris. *c* Cornea. *o* Sehnerv. *s* Sclerotica. *c'* Conjunctiva. (Nach W. Sömmering.)

Während die Sclera ihren Knorpel verliert, erhält sie noch, bevor derselbe geschwunden, neue Stützgebilde zu ihrer Zusammensetzung, *knöcherne Theile*. Solche fehlen der Sclera bei Petromyzon, der Elasmobranchier, Dipnoer und der meisten Ganoiden. Auch eine große Anzahl von Knochenfischen, darunter fast alle Physostomen, entbehren sie, während sie bei anderen verbreitet sind. Das erste Auftreten von Knochen in Beziehung zur Sclera trifft man bei Acipenser sturio, aber noch in ziemlich indifferentem Zustand. Hier findet sich je ein *dermales* Knochenstück oben wie unten an der Scleralgrenze. Es überlagert theilweise die knorpelige Sclera, und ist vollständig von der Conjunctiva umschlossen, durch deren Gewebe es auch vom Scleralknorpel geschieden wird. Man kann sagen, dass es als Hautknochen (Conjunctivalknochen, H. Müller) nichts mit Knochen der Sclera zu thun habe, aber man kann nicht in Abrede stellen, dass ein solcher Knochen, nur etwas tiefer eingedrungen, die Entstehung scleraler Ossificationen vorbereiten muss. Bei Teleostei sind solche Knochen nicht mehr in oberflächlicher Lage. Sie sind stets an der Nasal- und an der Temporalseite des Bulbus vorhanden und in größter Verbreitung bei Teleostei. Die Entfaltung dieser Knochenplatten bietet bedeutende Verschiedenheiten. Bei bedeutender Ausdehnung können sie, sich vergrößernd, den Bulbus als Knochenkapsel umgeben (Thynnus, Xiphias). Ebenso verschieden ist das Verhalten zum Knorpel, welcher unter dem Knochen bald erhalten bleibt, bald darunter verschwindend dem Knochen die Herrschaft überlässt. Von besonderem Interesse ist die in manchen Fällen bestehende beiderseitige Überlagerung des Knorpels durch den Knochen, wodurch Zustände wie bei anderen Skeletverhältnissen sich darstellen. Die Monotonie der beiden Knochen, welche nur durch den Umfangwechsel gestört wird, weicht bei den stegocephalen *Amphibien*, wo eine größere Zahl scleraler Knochenplatten einen Kranz um die Cornea bildete. Bei den lebenden kommt dieser *Scleralring* nicht mehr zum Auftreten, aber er hat sich noch bei den Sauropsiden erhalten und fehlt nur bei Schlangen, Plesiosauriern und Crocodilen. Seine Knochenplatten überlagern sich dachziegelförmig mit seitlichem Rand und können bei Lacertiliern wieder in Sonderungen (alternirend kleinere und größere) übergehen (vergl. Fig. 577).

Fig. 577.



Bulbus von Lacerta viridis mit den Knochenplatten um die Cornea, schräg von vorn und seitlich. *Sc* Scleralring. (Nach Leydig.)

Die Cornea gelangt durch ihre Beschaffenheit zu höherer Bedeutung, indem sie nicht nur dem Licht sich durchgängig zeigt, sondern auch bei erlangter *Krümmung* auch für die Strahlenbrechung wirksam wird, wenn die Luft das umgebende

Medium bildet. Es knüpft sich also auch an das *Auge* bei der Änderung der Lebensweise ein Fortschritt. Die Pellucidät ist erfolgt unter Umwandlung der in die Cornea übergehenden Bindegewebsfasern. Hinsichtlich der Zusammensetzung ist zwar vornehmlich die Sclera, dann das äußere Integument betheiligt; allein es zeigt sich bei Fischen, dass ein anderer Theil nur der Cornea angehört (LEUCKART) und sich auf die ganze hintere Hälfte der Dicke der Cornea erstrecken kann. Die dem Integument zugehörige Portion bildet die *Conjunctiva*, welche auch auf die Sclera sich fortzusetzen pflegt, und zwar nach Maßgabe der Wölbung des vorderen Bulbussegments. Die vom Integument erworbene Anpassung, wie sie in der feineren Structur und in der damit im Zusammenhang stehenden Pellucidität sich ausspricht, geht mit der Reduction des Auges verloren. Die Conjunctiva ist bei jenen von viel bedeutenderer Mächtigkeit und tritt wieder auf die Stufe des Integuments, so dass man solche Augen als unter der Haut gelegen zu bezeichnen pflegt.

Von den in der *Sclera* vorkommenden *Gewebsformen* ist nur das Bindegewebe das organologisch indifferente, während Knorpel und Knochen als räumlich bestimmt abgegrenzten Theilen, Organen, angehörig zu beurtheilen sind. In welcher Form der Knorpel bestand, bevor er in den Dienst des Auges trat, ist bis jetzt nicht zu ermitteln. Die Verkalkung des Scleralknorpels bei Selachiern zeigt sich übrigens in derselben Weise charakteristisch, wie es vom übrigen Skeletknorpel bekannt ist (BERGER). Die vom Integument abstammenden Knochenbildungen mögen als Stützorgane des Bulbus ihre Bedeutung erlangen, in bestimmterer Weise zeigen sie diese im Scleroticalring der Vögel etc. Ihre Erstreckung am Zwischengliede des Augapfels lässt sie hier auf das Corpus ciliare der Chorioides beziehen, und zwar speciell auf den zwar nicht von dem Knochenringe entspringenden, aber doch in der Nachbarschaft befestigten Ciliarmuskel, welcher indirect für seine Befestigungspunkte eine Stütze empfängt. Die Ausbildung und Ausdehnung des Muskels ist also wohl als das für das Verhalten des Scleroticalringes Maßgebende zu erachten, *und damit finden wir auch die so eigenthümliche äußere Gestaltung des Bulbus der Vögel von inneren Einrichtungen beherrscht.*

Dem vorderen Scleroticalringe hat man auch noch einen hinteren zur Seite gestellt, eine ringförmige, mehr oder minder unregelmäßige Ossification in der Umgebung des Sehnerveneintrittes. Es scheint sich hier mehr um Ossificationen des ausgedehnten Scleralknorpels zu handeln (LEYDIG), als um selbständige Gebilde.

F. LEYDIG, Der hintere Scleroticalring der Vögel. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1854. H. MÜLLER, Über Knochenbildungen in der Sclera des Thierauges. Würzb. Verhandl. Bd. IX. TH. LANGHANS, Unters. über d. Sclerotica der Fische. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XV. C. EMERY, La cornea dei pesci ossei. Giorn. d. sc. nat. 1876. BERGER, Beitr. z. Anat. des Sehorgans der Fische. Morph. Jahrb. Bd. VIII.

§ 251.

Die *Tunica vasculosa*, welche ontogenetisch aus dem Mesoderm um den Augenbecher sich anlegt, nimmt wieder in anderer Art Antheil an der Complication des Bulbus. Sie schließt sich unmittelbar der Retina, resp. deren Pigmentlage an und sondert sich zunächst in einen hinteren und einen vorderen Abschnitt. Der hintere ist der ursprünglichere Theil, er stellt die eigentliche Aderhaut oder *Chorioides*

vor, von welcher die ringförmig fortgesetzte *Iris* oder Regenbogenhaut ausgeht, die das *Sehloch* (die Pupille) umschließt. In der Structur spielen zwar Blutgefäße die Hauptrolle, allein außer deren ein weiches Stroma bildendem Stützgewebe kommen noch Pigment oder krystallinischen Inhalt führende Zellen, auch Muskelgewebe hinzu.

Gegen die Sclera zu bietet die Chorioides bald pigmentführendes Bindegewebe, bald erscheint eine silberglänzende Schicht (*Argentea*), welche bei Teleostei durch feine Krystalle in bestimmter Gruppirung führende Elemente dargestellt wird. An diesen Befund schließen sich jene bei Fischen zahlreichen Vorkommnisse von krystallführenden Zellen, welche da oder dort verbreitet sind, auch noch hin und wieder bei Amphibien, selbst noch bei Reptilien vorkommen (Chelonier).

Auch an der Binnenfläche ist die Chorioides durch eine eigenthümlich metallschimmernde Schicht, das *Tapetum lucidum*, ausgezeichnet bei Selachiern, dem Stör und einigen Teleostei, in höheren Abtheilungen nur andeutungsweise, und erst bei Säugern in reicherer Verbreitung. Es bedingt das Leuchten der Augen im Dunkeln, indem das Licht reflectirt wird. In manchen Einzelheiten bestehen wieder besondere Verhältnisse, durch welche jedoch die Lage dieser Schicht innerhalb der Chorioides und nach innen von dem Chorioidealpigment nicht alterirt wird (s. in der Anmerkung).

Ursprünglich ziemlich gleichartig bis zum Vorderrand erstreckt, beginnt schon bei Fischen hier ein besonderer Abschnitt, das *Corpus ciliare* (Strahlenkörper), sich auszubilden, aber noch keineswegs allgemein. Auch bei Amphibien ist dieser Theil noch indifferent, selbst noch bei Schlangen bezeichnen kleine radiäre Fältchen an jenem Rande seinen Beginn, wie er schon unter den Selachiern sich darstellt, auch beim Stör. Sie bestehen in großer Anzahl. Die Reptilien bieten diese Ciliarfortsätze am meisten bei Crocodilen entfaltet. Aber erst bei Vögeln und Säugethieren gewinnt diese Chorioidealregion bedeutenden, einen Gegensatz zur glatten übrigen Chorioides aussprechenden Ausdruck. Bei den Vögeln besteht die größere, an den Zustand des Zwischenstücks des Bulbus geknüpfte Mannigfaltigkeit. Die Ciliarfortsätze sind von verschiedenem Umfang, zwischen umfänglicheren stehen kleinere in größerer Anzahl bei Vögeln, ähnlich auch bei Säugern, und die größeren erreichen den Äquator der Linse (Fig. 581), so dass vom Corpus ciliare aus eine Einwirkung auf diese stattfinden kann.

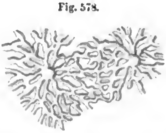
Diese Action vermittelt Muskulatur, welche nach außen vom Faltenkranze ihre Lage hat. Der *Ciliarmuskel* wird erst mit dem schon mehrerwähnten Zwischenstück deutlich, bei Fischen und Amphibien noch zweifelhaft, schwach bei Lacertiliern, bedeutender bei Säugethieren und am meisten bei Vögeln entfaltet.

Die *Blutgefäße* der Choroides bilden die wesentlichsten Bestandtheile des Organs. An ihnen ergiebt sich ein fortschreitender Differenzirungsprocess, aus dem nur eine Vermehrung der gefäßführenden Schicht der Chorioides hervorgeht. Bei Selachiern gelangen zwei in den Meridianen der Horizontalebene des Bulbus zur Chorioides und lösen sich hier in reihenweise geordnete Äste auf, aus deren Capillarnetz in den Meridianen der sagittalen Verticalebene des Bulbus sich sammelnde

Venen hervorgehen. *Alles in einer und derselben Schicht.* Die Teleostei bieten zwar manche Complicationen, aber es ist noch das gleiche Grundverhalten in der Zu- und Abfuhr des Blutes vorhanden. Auch bei Amphibien (Rana, Bufo) bleibt der Apparat mit seinen arteriellen und venösen Beständen in einer Schicht. Die aus dem Capillarnetz sich sammelnden Venen nehmen eine sternförmige Anordnung an. Diese kommt bei Reptilien (Coluber) und Vögeln zu größerer Ausbildung. Bei der Mehrzahl der Säugethiere endlich *sondert sich der capillare Theil der gesammten Gefäßschicht von den stärkeren Gefäßstämmen*, wobei die arteriellen nach außen zu liegen kommen und noch weiter nach außen die Venen in wirtelförmiger Anordnung. Meist bestehen deren vier, zuweilen mehr. Sie sind in der Vierzahl als dorsale und ventrale zu unterscheiden, und indem diese jeweils einem Ende näher liegen, drücken sie noch die Entstehung aus je einem einzigen dorsalen und einem ventralen Venenwirtel aus.

Die aus einem langmaschigen Capillarnetz bestehende Schicht ist die *Membrana choriocapillaris* (Fig. 578). Bei vorhandenem Tapetum liegt sie nach innen von demselben. Sie verbreitet sich über den lichtempfindenden Theil der Retina, durch das Corpus ciliare beschränkt, und erstreckt sich nur bis zu dessen hinterer Grenze, während die Gefäße der Außenschichten in die Ciliarfalten eindringende Geflechte entstehen lassen. Die beiden temporal und nasal zur Chorioides gelangenden Arterien (A. ciliares communes) senden noch bei manchen Säugethieren eine Serie von Zweigen zur Chorioides (Kaninchen, H. VIRCHOW), bei anderen haben sie sich, wie beim Menschen schon außerhalb des Bulbus in mehrfache Stämmchen getrennt. Davon repräsentirt jederseits die A. ciliaris post. long. den ursprünglichen Hauptstamm, welcher sich aber jetzt erst am Rande der Chorioides theilt und die Iris mit versorgt, während die selbständig gewordenen Äste in den A. ciliares posticae besser zu finden sind. Diese Umgestaltung steht mit einer Veränderung im Bereich der Irisgefäße im Zusammenhang. Zur Iris gelangt bei Fischen eine eigene, aber ebenfalls aus der A. ophthalmica entspringende Arterie, wie auch eine Vene, welche zur V. ophthalmica inferior zieht.

Fig. 578.



Gefäße aus der Choriocapillaris der Katze. (Nach FREY.)

Ein besonderes Organ, die sogenannte *Chorioidealdrüse*, complicirt den Gefäßapparat. Es ist ein nur bei Amia und einigen Teleostei (solchen, welche eine Pseudobranchie, Nebenkieme, besitzen) vorkommendes Gebilde, welches zwischen Sclera und Chorioides eingebettet, aber noch von der Argentea überzogen ist (vergl. Fig. 579). Sie ist meist hufeisenförmig gestaltet, so dass sie mehr oder minder den Sehnerven umfasst, und hat am offenen Theil zuweilen (bei Cyprinoiden) noch ein besonderes kleineres Gebilde liegen. Ihre Form bietet zahlreiche Modificationen. Bei bedeutendem Volum beeinflusst sie die Bulbusform. Zu der »Drüse« führen aus der A. ophthalmica magna stammende Arterien, welche sich in feine Äste auflösen; aus diesen sammeln sich Stämmchen, deren Zweige zur Chorioides ver-

laufen. Aus der Chorioides treten Venen wieder in die Drüse zurück. Das gesammte Verhalten der Gefäße der Drüse ergiebt sich als amphicentrisches bipolares Wundernetz (JOH. MÜLLER) und erinnert damit an den Gefäßbefund der Pseudobranchie. Die Chorioides tritt dabei als ein Adnexum des Wundernetzes auf, dessen functionelle Bedeutung unbekannt ist. Der Umfang der Chorioidealdrüse erscheint verschiedener als ihre Form, wodurch sich die Vorstellung begründet, *sie sei ein im Verschwinden begriffenes Organ, dessen Rest sich nur in einer beschränkten Abtheilung der Fische erhalten hat.* Dieses Organ scheint zugleich älter zu sein als die Chorioides, die von ihm aus ihre Entstehung nahm, denn die Chorioides zeigt sich *als eine erst mit dem Bulbus aufgetretene Bildung*, wie sie sich ja mit jenem durch die Reihe der Vertebraten fort erhält, während die »Chorioidealdrüse« als Wundernetz auch ohne den Bulbus bestanden haben kann. Das bezengt ein anderes Wundernetz gleicher Art, jenes der Pseudobranchie. Da nun dieses mit der Chorioidealdrüse in Verbindung steht und das abführende Gefäß des ersteren als zuführendes der letzteren erscheint, so kann daran gedacht werden, dass dem der Chorioides angeschlossenen Wundernetz ein aus einem homologen neuen Gebilde entstandenes zu Grunde liegt: der letzte Rest eines Gefäßnetzes, *welcher aus einer vor der Pseudobranchie gelegenen Kieme entstand.* Die weite Entfernung eines solchen Zustandes der Gnathostomen von dem gegenwärtigen und damit das Fehlen aller directen Beziehungen auf jenen nur zu supponirenden Zustand verleiht jener Meinung nur den Werth einer Hypothese, welche vor der Annahme der selbständigen Genese der Chorioidealdrüse den Vorzug besitzt, dass mit ihr manche andere Thatsachen, wie z. B. der Stützknorpel des Bulbus, übereinstimmen. Dass hierbei nichts auf eine andere »Kiemenhypothese«, die sich auf die Genese der Linse zu stützen versuchte, Beziehbares vorliegt, bedarf kaum der Erwähnung.

Fig. 579.



Durchschnitt eines Auges von Esox lucius mit der Chorioidealdrüse und dem Processus falciformis. (Nach W. SÖMMERING.)

Mit der Ausbildung des Augenbechers treten an der sich schließenden Spalte der Retina von dem die Chorioides anlegenden Mesodermgewebe Theile ins Innere des Auges und lassen hier gewisse Gebilde entstehen, die man mit der Chorioides zu betrachten pflegt. Bei Fischen (Selachiern, Teleostei) ragt aus jener Spalte ein sichelförmiger Fortsatz gegen die Linse gekrümmt vor und schwillt hier in ein längliches, terminal der Linsenkapsel angeschlossenes Gebilde an, die *Campanula Halleri*. Wie diese, ist der *Processus falciformis* mehr oder minder stark pigmentirt (Fig. 579). Er führt Blutgefäße und Nerven zur Campanula, deren Stiel er vorstellt. Die Campanula selbst besteht wesentlich aus glatten Muskelfasern, die der Länge nach angeordnet mit ihrem einen Ende den Anschluss an die Linse vermitteln. Durch diese, von LEYDIG entdeckte Muskulatur wird auf die Linse ein Zug ausgeübt, welcher bei der Accommodation wirksam wird.

Erst wieder bei *Reptilien* begegnen wir hier anschließbaren Einrichtungen. Die Campanula selbst existirt nicht mehr, aber vor der Eintrittsstelle des Sehnerven, nur selten auch auf die Retinalspalte ausgedehnt, erhebt sich bei manchen

Lacertiliern ein niedriger, papillenartiger Fortsatz, pigmentbedeckt und Blutgefäße führend (von Chamaeleo siehe Fig. 587). Selten besteht ein vom Opticus bis zum hinteren Umfang der Linse ziehendes Gefäßgeflecht (Lygosoma, Trachysaurus, MANZ), welches an das Verhalten des Processus falciformis der Fische erinnert, oder es bieten sich zwei Falten dar (Iguana), worin man einen Anschluss an das Verhalten der Vögel zu erblicken hat.

Bei den Vögeln kommt das Gebilde als *Fächer* oder *Kamm* (*Pecten*) zur Erscheinung, basal von der Eintrittsstelle des Sehnerven auf die Retinalspalte erstreckt (vergl. Fig. 580) und mehr oder minder weit gegen die Linse den Glaskörper durchsetzend. Die Zahl der in einander umbiegenden, dunkel pigmentirten Falten variirt von 5—30. Mit der Chorioides besteht kein Zusammenhang; der Fächer ist von derselben durch die Retina abgeschnürt und empfängt seine sehr reichen Blutgefäße aus jenen des Sehnerven. Über die Function des Organs bestehen nur Vermuthungen. Mit den Sauropsiden endigen diese Einrichtungen.

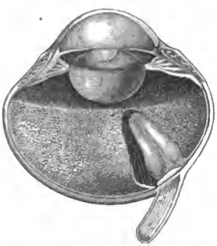
Fig. 580.



Horizontaldurchschnitt durch das Auge von Cygnus olor mit dem Fächer. (Nach W. SÖMMERING.)

Der Rand der Chorioides setzt sich in die **Iris** fort, welche, je nach dem Wölbungsgrade der Cornea, dieser näher oder entfernter, den vor der Linse befindlichen Raum, die *Augenkammer*, durchzieht und diese in eine *vordere* und *hintere* scheidet, beide durch das Sehloch (die *Pupille*) unter einander im Zusammenhang. Auf die Iris setzt sich bei den Fischen direct die Argentea fort und verleiht ihr den Silberglanz, der vielfach modificirt erscheint. Auch viele andere, durch Pigment- oder Fetttropfen bedingte Variationen der Färbung bestehen in den höheren Abtheilungen. Wir nehmen hier von ihrer Schilderung Umgang und heben nur noch hervor, dass an der hinteren Irisfläche eine schwarze Pigmentschicht (*Uvea*) von der Chorioides her fortgesetzt ist.

Fig. 581.

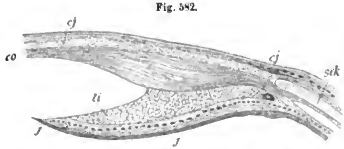


Horizontaldurchschnitt durch das Auge von Struthio camelus mit dem Fächer. (Nach W. SÖMMERING.)

Muskulatur kommt in der Iris in der aufsteigenden Reihe zur Ausbildung; sie ist nur schwach bei den Fischen. In quergestreiften Formelementen ist sie bei den Sauropsiden vorhanden, in glatten Fasern bei Säugern, und dabei mit der Muskulatur des Corpus ciliare in jeweiligem Einklange, wie ja beide Theile zusammengehörige Bildungen sind. Allgemein ist die Anordnung in einer Ringschicht, die besonders bei Vögeln sehr ausgeprägt ist (Sphincter pupillae). Radiäre Züge wirken antagonistisch (Dilatator). Bei Säugethieren scheint der letztere nicht allgemein zu bestehen, denn beim Menschen wird er in Abrede gestellt.

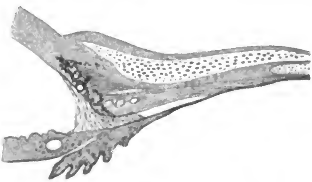
Eine Einrichtung eigener Art besteht in einer Verbindung der Cornea mit der Iris. Die *Fische* besitzen einen starken Gewebszug von der ersteren zur Vorderfläche der Iris in verschiedener Breite, das *Ligamentum annulare* (Fig. 582 *li*). Es kann auf einen schmalen, den äußersten Winkel ausfüllenden Streif reducirt sein. In der Regel bildet es ein feines Maschenwerk, manchmal von größeren Lücken durchsetzt, aber auch als solid ward es beschrieben, und scheint es bei geringerem Umfange in der That zu sein. Genauer ist diese Bildung wieder bei *Vögeln* bekannt, wo lockeres Fasergewebe sich vom Cornealrande zum Ciliartheil der Iris sowie zur Außenseite der Ciliarfortsätze erstreckt und damit zugleich einen Spaltraum durchsetzt, welcher zwischen Ciliarmuskel und Chorioides eindringt. Er wird dem *Canalis Fontanae* verglichen, welcher bei *Säugethieren* gleichfalls in ähnlicher Richtung ausgedehnt sein kann. Die vom Rande der Cornea ausgehenden Faserzüge können sich dann ebenfalls nach der Chorioides selbst erstrecken. Wo sie sich nur bis zur Iris vertheilen, stellen sie das *Ligamentum pectinatum iridis* vor, welches somit vom Ligamentum annulare sich ableitet.

Fig. 582.



Durchschnitt durch das vordere Augensegment von Chrysophrys aurata. *co* Cornea. *cj*, *cj* Conjunctiva. *li* Ligamentum annulare. *J*, *J* Iris. *sck* Scleralknorpel. (Nach E. BERGER.)

Fig. 583.



Längsschnitt des Ciliarapparates von Meleagris gallopavis. (Nach LEUCKART.)

Das *Tapetum lucidum* besteht in einer geweblichen Veränderung der Chorioides. Bei Robben und Cetaceen ist es über den ganzen Augengrund verbreitet, bis zum Ciliarkörper. Andere Säugethiere besitzen es in einer oberhalb des Sehnerveneintrittes gelegenen, lateral verbreiterten Strecke, welche Localität beim Sehen am meisten in Gebrauch steht. Die Textur dieses Tapetum ist sehr verschieden. Eine der Chorioides eigene, von den zur Choriocapillaris führenden kleinen Blutgefäßen durchsetzte Lage aus Zellplättchen führt am Tapetum feine, bei einander liegende Nadeln, die sonst fehlen. Dieses *Tapetum cellulosum* kommt den Carnivoren, auch den Pinnipediern zu. Andererseits wird das Tapetum durch eine Schicht gehäufter, querer Fasern dargestellt, die dem Bindegewebsgerüst der Chorioides angehören. Dieses *Tapetum fibrosum* herrscht bei Ungulaten, einem Theile der Beutelthiere, auch bei Delphinen. In beiden Fällen sind also Gewebsbestandtheile der Chorioides im Tapetum lucidum modificirt. Angepasst an letzteres erscheint auch das Verhalten

des die Tapetum tragenden Strecken innen überkleidenden Pigmentepithels, dessen Zellen hier des Pigments entbehren.

Die bei der *Chorioidealdrüse* berührte Frage von der Beziehung zu einer untergegangenen Kieme ward in anderer Art schon vor längerer Zeit, zusammen mit der Meinung von der ursprünglichen Kiemennatur der Mundöffnung, der Nase, auch des Afters (!), von DOHRN, BEARD und Anderen behandelt. Wir haben hier über diese »Theorie« als solche keine Kritik zu geben und halten uns nur an das Thatsächliche, welches für das Auge eine einem rückgebildeten Kiemengefäßnetz vergleichbare Bildung darbietet, wie auch von Seite des Kopfskelets eine Fortsatzbildung sammt der Sclera hierher bezogen und als ursprünglich einem Kiemenbogen angehörig gedeutet werden kann. Da jedoch diese verschiedenen Zustände nicht einmal in einer und derselben Abtheilung vorkommen, der Bulbusstiel nur bei Selachiern, die Chorioidealdrüse nur bei Amia und einem Theile der Knochenfische besteht, so ist zu bedenken, dass wir es jedenfalls mit weit hinter den Cranioten zurückliegenden Zuständen zu thun haben, für welche kaum zur Hypothese sich erhebende Vermuthungen geltend zu machen der Wissenschaft keine Förderung bringt. Jedenfalls haben diese Verhältnisse mit jener anderen, auf die Linseneinstülpung gegründeten Meinung nichts zu thun.

Die Ausbildung der *Ciliarfortsätze* steht mit jener des gesammten Ciliartheils der Chorioides nicht durchgehend im Connex, denn man trifft sie schon bei manchen Haien (Galeus, Scymnus) bis zur Linse erstreckt, bei anderen nur niedrig. Bei Amphibien sind die geringen Erhebungen in Falten auf die Iris fortgesetzt (Rana), wodurch auch die wenig fortgeschrittene Sonderung der letzteren von der Chorioides zum Ausdrucke kommt. Erst bei Crocodilen und Vögeln gewinnt der Faltenkranz größere Bedeutung. Bei letzteren wird auch sein Bau complicirter, besonders an der dem Linsenrande sich anschließenden Strecke. Ähnliche Verhältnisse bieten sich auch unter den Säugethieren, bei denen Phoca etwa 100 Falten besitzt. Sie gehen in je eine der Linsenkapsel angelagerte Platte über.

Die *Pupille* erscheint im Zustande der Erweiterung bei allen Wirbelthieren im Allgemeinen rundlich, aber bei Verengerung ergeben sich hin und wieder davon abweichende Befunde, in niederen wie in höheren Abtheilungen. Bei Amphibien ist ein Queroval wahrzunehmen, mit Übergang in die Rautenform (Rana, Salamandra), und auch bei ungulaten Säugern und Cetaceen ist das Queroval vorherrschend, wie es auch sonst noch besteht (Macropus, Arctomys). Damit contrastirt die schon bei Selachiern (Carcharias) vorhandene verticale Spalte, die auch bei Reptilien vorkommt (Crocodile und einige Schlangen) und auch Carnivoren auszeichnet. Eigenthümlich ist bei Rochen der obere Rand der querovalen Pupille mit Fortsätzen besetzt, welche über die letztere herabhängen und Muskelfasern führen (LEUCKART), welche in ähnlichen Vorsprüngen des oberen Pupillarrandes bei Pferden und vielen Artiodactylen vermisst werden.

Der *Gefäßapparat* der Chorioides in seiner Beziehung zu den Gefäßen des Kopfes ist beim Gefäßsystem zu behandeln. Für die Chorioidealdrüse sind neue, ausgedehntere Untersuchungen wünschenswerth.

Von der reichen Literatur führe ich nur an: ERDL, Disquisit. de gland. Chorioideali. Monachii 1839. BRÜCKE, Anat. Unters. über d. sog. leuchtenden Augen. Arch. f. Anat. u. Phys. 1845. MANZ in ECKER's Unters. z. Ichthyolog. 1857. H. MÜLLER, Über den Accommodationsapp. im Auge d. Vögel. Arch. f. Ophthalm. Bd. III. H. SATTLER im Archiv f. Ophthalmologie. Bd. XXII. 1876. H. VIRCHOW, Die Gefäße der Chor. d. Kaninchens. Würzburg 1881. Derselbe, Die Gefäße im Auge des Frosches. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII. Derselbe, Über d. Form d. Falten des Corp. cil. b. Säugeth. Morph. Jahrb. Bd. XI. Derselbe, Über die Augengefäße der

Selachier. Arch. f. Physiol. 1890. und Sitz.-Ber. d. Ges. Nat. Freunde Berlin. 1893 Derselbe, Augengef. der Carnivoren nach BELLARMINOW in Verhandl. d. Physiol. Ges. zu Berlin. 1888. G. THILENIUS, Über d. linsenförm. Körper im Auge einiger Cyprinoiden. Diss. Berlin 1892. P. ZIEGENHAGEN, Beitr. z. Anat. der Fischaugen. Diss. Berlin 1895. E. PASSERA, La rete vasc. sanguigna della m. coriocapillare. in Ric. laborat. di anat. normale di Roma. 1895.

§ 252.

Die aus dem Gehirn hervorgegangenen Bestandtheile des Auges bilden den *nervösen Apparat*, der als Augenblase auftritt, die aus der primären in die secundäre oder den Augenbecher sich umwandelt. Aus dem Stiel dieser Blase entsteht der Sehnerv, indem Nervenfasern aus der ursprünglichen Außenfläche der Retina zum Gehirn verfolgbar werden und den Canal des Stieles einbuchten. Am Nerven selbst kommt dem Zellenmaterial des Stiels kein Antheil zu, welcher bei der Entstehung des Augenbechers gleichfalls eingefaltet wird. Im Verhalten des ausgebildeten Sehnerven ergiebt sich eine bemerkenswerthe Differenz zwischen Cyclostomen und den Gnathostomen. In seiner Achse wird der Sehnerv bei Petromyzon von einem zelligen Strang durchzogen, welcher seine spindelförmigen Elemente in die Quere gestellt besitzt, gegen die Bündel der Opticusfasern Ausläufer entsendend (LANGERHANS). In diesem Gewebe, welches zum Gehirn fortgesetzt ist, wird ein embryonaler Zustand dargestellt. Die Sonderung der Opticusfasern ist an der Peripherie erfolgt, und an der Bündelbildung ist der Achsenstrang betheiligt. Bei den Gnathostomen herrschen etwas andere Verhältnisse, und es zeigt sich bei Teleostei ein fächerförmiger Bau, während in höheren Abtheilungen eine Zerlegung in Bündel sich darstellt.

Die den Opticus als ein zusammengefaltetes Band darstellende Fächerstructur zeigt sich auf verschiedenen Stufen. Einen einfachen Strang bildet er bei Esox. Wenige stärkere Bindegewebsfortsätze zerlegen bei anderen den Opticus in einige Falten, die auch beim Stör vorzukommen scheinen. Unter Vermehrung der Fortsätze bietet die Faltung ein reicheres Bild, wie bei der Mehrzahl der Physostomen, auch bei Anacanthinen. Durch secundäre Theilung der Fortsätze findet eine fernere Zerlegung statt, deren Ergebnis Nervenbündel sind, wie sie im Opticus der Dipnoer bestehen und bei Amphibien und Säugethieren vorkommen. Dagegen waltet bei den Sauropsiden die Faltenbildung vor, oder es bestehen lamellenartige Züge.

J. DEYL, Zur vergl. Anat. des Sehnerven. Bull. internat. de l'acad. des Sc. de l'Empereur. Prague 1895. R. ASSHETON, Development of the optic nerve in Vertebrates. Quarterly Journal and Studies of Biology of Owens College. Vol. III.

Die *Tunica nervea* ist der wichtigste Theil des gesammten Bulbus. Ihr haben sich die bisher behandelten Bildungen als accessorische Theile angefügt. Wie ontogenetisch dem frühesten Gebilde des Auges, entspricht es auch phylogenetisch dem ältesten, dem wohl vor der Umgestaltung in den Augenbecher eine flache subcutane Ausbreitung zukam. Daran erinnert noch die Gestaltung bei Fischen (vergl. Fig. 573). Die an die Entstehung der Linse geknüpfte Bildung des Augenbechers drückt einen bedeutsamen Fortschritt zur späteren Gestaltung aus. Die schon früher bemerkbare Sonderung der äußeren und auch der inneren Schicht

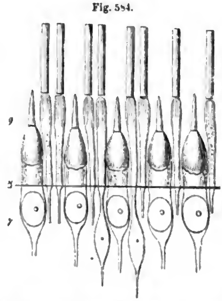
der Blase lässt die erstere im Zustand eines Epithels erscheinen, in dessen Zellen dunkles Pigment diese Schicht als *Tapetum* (*T. nigrum*) bezeichnen lässt. Das Pigment bietet übrigens vielmals auch bräunliche Färbung und kann auch, wie das bei vielen Fischen der Fall ist, krystallinische Bildungen (Guaninkalk) führen. Die innere eingestülpte Schicht wird frühzeitig durch Vermehrung der Formelemente ausgezeichnet und wandelt sich in den eigentlichen Empfindungsapparat des Auges, die *Retina*, um.

Mit der Entstehung der secundären Augenblase oder des Augenbechers zeigt sich der seitliche Verschluss unter den Gnathostomen in verschiedenen Stadien. Während er bei Petromyzon keine Andeutung einer *Retinaspalte* aufweist, ist eine solche bei vielen Teleostei vorhanden, und ist bald von der Sehnervenpapille aus fortgesetzt (ziemlich breit z. B. bei Esox, Lota u. A.), bald von der Eintrittsstelle des Sehnerven getrennt. Der Sehnerv bietet nicht selten beim Eintritt in den Bulbus eine Schaufelform. Deren Ränder gehen in die Begrenzung der Spalte über. Das trifft sich auch noch unter den Vögeln.

Mit dem Verwachsen der Ränder der Netzhautspalte erhält die Papille des Sehnerven eine mehr rundliche Form. An die Retinaspalte knüpfen sich auch die Chorioidesgebilde, welche wir bei Fischen und Sauropsiden ins Innere des Bulbus treten sahen (S. 930), und deren, mit dem frühen Verschmelzen der Spaltränder, Amphibien und Säugethiere ermangeln.

Die Netzhaut erscheint in ihrem primitiven Verhalten ontogenetisch ziemlich gleichartig als ein aus dem Gehirn gesondertes Organ mit bestimmter, hier nicht im Einzelnen zu betrachtender Schichtung. Nur dass darin etwas der Structur der Hirnrinde Ähnliches besteht, sei hervorgehoben. Auf der inneren, dem Licht zugekehrten Seite breitet sich der Opticus aus. Entgegengesetzt befindet sich der percipirende Apparat in der sogenannten *Stäbchenschicht*, deren Formelemente (Stäbchen und Zapfen) als *Abscheideproducte* aus der äußeren Retinaschicht (äußere Körnerschicht) hervorgehen. In diesen Gebilden, welche in nebenstehender Figur dargestellt sind, spricht sich eine bedeutende Verschiedenheit von den Befunden der analogen Gebilde der Wirbellosen aus. Gerade von den höheren Einrichtungen des Auges sind sie dadurch verschieden, dass ihr Ausgang jeweils eine einzige Zelle ist, ein Element der äußeren Körnerschicht (Fig. 584 *9*), während bei jenen mehrfache Zellen am Aufbau eines Ommatidiums sich betheiligen und ganz differente Gebilde produciren. So wäre denn auf die niedersten Abtheilungen zurückzugehen, um Vergleichungsobjecte zu finden, welche nur aus Zellen

Fig. 584.



Ein Stückchen vom Hintergrunde der Netzhaut des **Schweines**. *9* Stäbchen und Zapfen. *8* Membrana limitans externa. *7* äußere Körnerschicht. (Nach Max Schultze.)

bestehen, die auch der Zusammensetzung der äußersten Retinaschicht zu Grunde liegen. Aber es darf dabei nicht die Verschiedenheit der Abstammung übersehen werden, dass in dem einen Fall das Ectoderm, in dem anderen das aus solchem entstandene Gehirn die Retina entstehen lässt. Im besonderen Verhalten ergeben sich an Stäbchen und Zapfen zahlreiche, in den einzelnen Abtheilungen hervortretende Besonderheiten, auf welche einzugehen wir uns versagen müssen. Das zu percipirende Licht durchsetzt somit die Dicke der invertirten Retina. Darin liegt die wesentlichste Differenz vom Auge der Wirbellosen, und nur unter den Tunicaten bieten sich einige Anklänge an ein ähnliches Verhalten betreffs der Örtlichkeit der Lichtperception und ebenso bei manchen Würmern.

Die Ausdehnung der Perceptionsfähigkeit erstreckt sich über die ganze Retina, die danach in gleicher Structur bleibt, wo sie in ihrem ganzen Umfang dem Licht zugewendet bleibt. *Mit einer Änderung der Gestalt des Bulbus*, die seinem vorderen Abschnitt unter Minderung des Corneaumfanges eine stärkere Wölbung nach außen hin bringt, auch mit der daran geknüpften Ausbildung der Iris wird die vordere Zone der Netzhaut immer mehr dem Licht entzogen und es erfolgt an ihr eine Rückbildung. Sie wandelt sich unter Schwund der nervösen Bestandtheile in die *Pars ciliaris* um, in welcher nur das Stützgewebe waltet. Dieser Process beginnt schon bei den Fischen und ist bei Amphibien, mehr bei Reptilien, weitergeschritten, bei Säugethieren und Vögeln zu hohem Grade. Gleichen Schritt hält damit die Ausbildung des Ciliartheils der Chorioides und dessen auf die Accommodation des Auges wirkende Apparate. *Der Verlust an Retinafläche wird damit durch bedeutsame Vervollkommnung des Sehapparates compensirt.*

Wie die Retina aus der Augenblase und diese aus dem Gehirn sich ableitet, so kommt auch in der Retina die Rindenstructur des Hirns zum Ausdruck, indem *eine Schichtenfolge* mit Bahnen besteht, von der percipirenden Schicht bis zum Sehnerven. In dieser Auffassung der Retina ist der Sehnerv kein peripherisches Gebilde, sondern nur eine Verbindung centraler Theile, welche einerseits im Gehirn, andererseits in einem vom Gehirn detachirten Organ in der Retina bestehen (FÜRBRINGER). Von den der Retina angehörigen Nervenschichten bildet die innerste die Ganglienzellschicht des Sehnerven; daran schließt sich als zweite Lage die innere Körnerschicht. Eine dritte folgt als äußere Körnerschicht, deren Zellen das percipirende »*Stratum bacillosum*« hervorgehen ließ. Die schon oben als Abscheideproducte jener äußeren Zellen (sog. Körner) erscheinenden Elemente desselben, Stäbchen und Zapfen, leisten die Perception. Von den beiderlei Formen in der Stäbchenschicht sind die sogenannten Stäbchen die ältesten. Sie kommen bei Selachiern, Petromyzon u. A. als einzige Bestandtheile vor, während bei Reptilien nur Zapfen bestehen. Bei Vögeln sind sie vorherrschend und bei Säugern macht sich die Lebensweise geltend, indem bei nächtlichen Thieren die sonst vorhandenen Zapfen sehr zurücktreten. In dem feineren Verhalten zeigt sich die Retinaschicht mit manchen Besonderheiten in den einzelnen Abtheilungen. Am meisten nimmt an diesen Veränderungen die Stäbchen- und Zapfenschicht Theil, in deren Bestandtheilen auch bunte Öltröpfchen eine Rolle spielen können (Sauropsiden).

Durch die gesammte Structur der Retina entfernt sich das paarige Vertebratenauge von dem Parietalorgan. Die Übereinstimmung mit dem Gehirn kommt auch in dem Stützapparat zum Ausdrucke, welcher aus Neuroglia besteht. Mit der Rückbildung des nervösen Apparates in dem zur *Pars ciliaris* sich gestaltenden Theile der Retina bleibt nur die Glia übrig. Ihr Gewebe lässt das in jenem Theile Vorliegende entstehen. Was phylogenetisch erworben ward, kommt aber auch in der Ontogenese zur Erscheinung, und in der ersten Gestaltung des Augenbechers ist noch keine Pars ciliaris retinae ausgedrückt, wenn man nicht den Saum der Umschlagestelle so deuten will. Freilich wäre darin höchstens der erste Beginn jenes Theiles zu erblicken!

Die Stelle des schärfsten Sehens ist sehr allgemein durch besondere Structur der Retina ausgezeichnet und bildet die *Area centralis*, welche jedoch keineswegs immer central sich findet. Auch die Gestalt der Area variirt, sie ist am häufigsten kreisförmig, kommt aber auch länglich, sogar bandförmig vor. Insectivoren und manchen Nagern fehlt sie, auch in anderen Abtheilungen. Eine Einsenkung der Area bringt die *Fovea centralis* hervor, welche schon manche Fische (Lophobranchier) sehr ausgebildet besitzen. Schwach ist sie bei anuren Amphibien, während sie den Urodelen (Salamandra und Triton) abgeht. Bei den Sauropsiden fehlt selten eine schwache Einsenkung, dagegen ist sie unter den Säugethieren bald mit der Area fehlend (s. vorhin), bald vorhanden, und zwar auch in bedeutender Ausbildung (Primaten). Eine gelbliche Färbung der Area lässt sie beim Menschen als *Macula lutea* erscheinen. Der Besitz zweier Areae resp. Foveae zeichnet die Retinae mancher Vögel aus. Eine ist nasal, die andere temporal gelagert.

Die Retina erhält erst bei den Säugethieren ihre eigenen *Blutgefäße* und ist in allen unteren Abtheilungen gefäßlos. Aber auch bei den Säugern ist das Maß der Vascularisation ein sehr verschiedenes, sie ist z. B. spärlich bei Lepus und Equus. Bei Fischen und Amphibien ist die gefäßführende Hyaloidea eine Art von Ersatz, worauf wir weiter unten zurückkommen, während bei Reptilien und Vögeln der sogenannte Kamm und sein Homologon hinsichtlich der Blutgefäße, wie es bis jetzt scheinen will, nichts mit der Retina zu thun hat.

Die Retina bietet bei *Petromyzon* nach innen zu noch eine Überkleidung durch eine mehrschichtige, wie es scheint nicht dem nervösen Apparate zugehörige Lage, welche als *Limitans interna* und »innere Körnerschicht« benannt wurden (LANGERHANS). Wie sie sich zur Retina der Gnathostomen verhalten, ist noch völlig unsicher. Diese Lage überkleidet auch die Eintrittsstelle des Sehnerven.

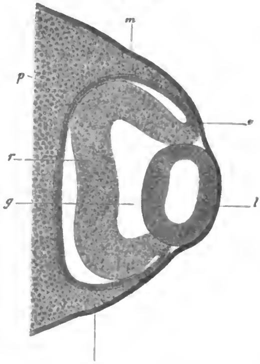
Über die Retina s. H. MÜLLER, Anat.-physiol. Unters. über die Retina d. Menschen und der Wirbelthiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VIII. Ferner M. SCHULTZE in STRICKER's Handb. C. K. HOFFMANN, Zur Anatomie der Retina der Amphibien, Reptilien u. Vögel. Niederl. Arch. f. Zoolog. Bd. III. J. H. CHIEWITZ, Über das Vorkommen der Area centralis retinae. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1890. 1891. J. R. SLONAKER, Comp. Study of the area of acute vision in Vertebrates. Journ. of Morph. 1897.

§ 253.

Den dioptrischen Apparat im Inneren des Auges bilden *Linse* und *Glaskörper*, deren Umfang zum großen Theil jener des Bulbus beherrscht. Die Linse erscheint als das ältere Organ, wenigstens phylogenetisch, und giebt ihr Verhalten zur Bulbusgestalt in der Genese des Augenbechers zu erkennen, der durch sie in seiner ersten Form bestimmt wird. Die Ontogenese lässt hier wieder einen großen Theil der Phylogenese erkennen, indem sie eine ectodermale Verdickung vor der Augenblase zeigt. Wir werden annehmen dürfen, dass eine solche epitheliale

Wucherung auch phylogenetisch bestand und mit der Erlangung einer biconvexen Gestalt als erstes lichtbrechendes Organ fungirte, lange bevor es zur Bulbusbildung kam. Mit einer Einsenkung (*Linsengrube*) bereitet sich der spätere Zustand vor. Durch Abschnürung der Linsenanlage kommt es zu einer *Blase* (Fig. 585), an deren Boden das die Linse darstellende Epithelgewebe seine weitere Entfaltung nimmt. Dann tritt auch eine das Ganze umschließende homogene Membran, ein cuticulares Gebilde, als *Kapsel* auf. Je nachdem der auf dem Boden der Linsengrube entstehende Linsenkörper eine frühere oder spätere Entwickelung nimmt, kommt die Höhlung der Linsenblase zu geringerer oder größerer Ausbildung, und daraus ergeben sich für die einzelnen Abtheilungen manche Verschiedenheiten, die selbst innerhalb engerer Schranken nicht fehlen. Wir müssen sie übergehen.

Fig. 585.



Horizontalschnitt durch das Auge eines Hühnchens vom 3. Tage. *e* Ectoderm. *m* Mesoderm. *l* Linsenblase. *g* Glaskörper. *r* Retina. *p* Pigmentepithel. (Nach Kölliker.)

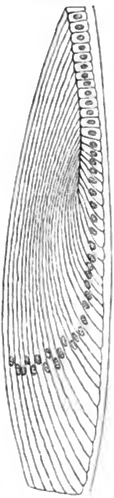
Bei diesen Vorgängen bleibt die ectodermale Genese die Hauptsache. Sie liefert die Linse, die auch nach ihrer Abschnürung das ursprüngliche Verhalten erkennen lässt, indem aus dem Umkreis der Linse jene Zellschicht sich nach vorn fortsetzt, welche als *Linsenepithel* bezeichnet wird. In gleicher Weise versteht sich der allmähliche Übergang des Epithels in die Linsenfasern (Fig. 586), welche, in concentrische Lamellen geschichtet, den Körper der Linse aufbauen.

In ihrer Gestalt bietet die Linse eine Kugelform bei Fischen, Amphibien, auch noch bei manchen Reptilien (Seeschildkröten) und annähernd bei den im Wasser lebenden Säugethieren. Bedeutende Wölbung erhält sich übrigens auch bei manchen anderen Säugern und manchen Vögeln. Die bedeutendste Abflachung kommt den Primaten zu, so dass der Querdurchmesser die Länge der Achse fast ums Doppelte übertrifft.

Die aus den Epithelzellen des frühesten Zustandes entstehenden, mehr oder minder platten *Linsenfasern* zeigen außer manchen Eigenthümlichkeiten ihrer Structur (sie sind bei Knochenfischen mit Zähnelungen ihrer Ränder versehen) auch solche in der Anordnung. Den primitiveren Zustand bietet die Schichtung in concentrische Lamellen, wobei solche mit kürzeren Fasern von anderen, aus längeren Fasern bestehenden überlagert werden. Davon entsteht bei *Reptilien* eine Abweichung, indem das schon in der Nähe des hinteren Pols der Linse beginnende

Linsenepithel in *radiäre* Fasern auswächst. Bei Schlangen (Tropidonotus) wird der concentrisch geschichtete Linsenkörper von einer gegen den vorderen Pol an Stärke zunehmenden radiären Schicht bedeckt. Bei Schildkröten liegt am Äquator das Übergewicht der Länge dieser Fasern (HENLE), während den Eidechsen äquatorial ein bedeutender Ringwulst solcher Radiärfasern zukommt (s. Fig. 587), welcher zum vorderen Linsenpol in eine Schicht kürzerer Fasern sich fortsetzt. Das Bestehen eines Radiärfaserwulstes herrscht auch bei den *Vögeln* und erlangt hier oft eine bedeutende Ausprägung, so dass dadurch sogar der meridional geschichtete Linsenkörper eine Einbuchtung empfängt (Fig. 588). Wie das niedere Epithel in die radiären Fasern übergeht, so sind auch diese wieder in die mehr oder minder meridionalen Schichten der Linse fortgesetzt, wie aus Fig. 588 zu ersehen. Der Wulst vergrößert den äquatorialen Durchmesser der Linse und compensirt dabei die relative Länge der Linsenachse.

Fig. 586.



Meridionaler Schnitt durch den Rand der Kaninchenlinse mit dem Übergange des Linsenepithels in die Linsenfasern. (Nach BABUCHIN.)

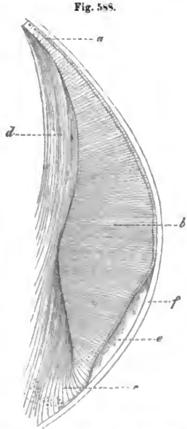
Fig. 587.



Horizontalschnitt durch das Auge eines Chamaeleo. (Nach H. MÜLLER.)

Das Zusammentreffen der Enden der in den einzelnen Schichten bestehenden meridionalen Fasern geschieht je in einem Punkte der Linsenachse. Diese Vereinigung trifft sich an den Polen bei vielen Fischen und wird auch für Urodelen und Vögel angegeben. In einer den Pol durchziehenden Linie treffen bei anderen Fischen die Fasern zusammen, bald nur am vorderen Pol, bald an beiden. Im letzteren Falle ist die Richtung der Linien zu einander eine gekrenzte. Auch für den Frosch und manche Säugethiere besteht dieses Verhalten (Lepus, Delphine). Aber bei den meisten Säugethieren ist die Vereinigungsstelle ein dreistrahliger Stern, wobei die Radien an einem Pol den Interradien des anderen entsprechen. Die Fasern nehmen dabei auf beiden Linsenflächen einen differenten Verlauf, und je länger sie auf der einen Fläche sind, desto kürzer sind sie auf der der anderen. Eine Vermehrung der Strahlen dieses Linsensternes hat eine fernere Verkürzung

Fig. 588.



Meridionalschnitt durch den Rand der Linse des Huhnes. *a* Epithel. *b* Radiärfasern. *d* Meridionalfasern. *c* Übergang derselben in Radiärfasern. *e* structurlose Masse. *f* Kapsel. (Nach BABUCHIN.)

der Fasern zur Folge, und da sämmtliche Fasern wohl am Äquator der Linse zu treffen sind, auf beiden Flächen aber nur eine verschieden lange Strecke, *so muss daraus eine Zunahme der Abplattung der Linse erfolgen.* Dass in der Bildung des Linsensterns und seiner Complication der einzige Factor für die Abänderung der sphärischen Form der Linse liege, soll damit nicht behauptet sein, denn die Abflachung kommt nicht beiden Linsenflächen gleichmäßig zu, wenn auch die Linsensterne beiderseitig sich im Allgemeinen, allerdings nicht im Speciellen entsprechen.

Über die Linse s. Babuchin in Stricker's Handbuch. J. Henle in Abhandl. d. K. Ges. der Wiss. zu Göttingen. Bd. 23. J. Arnold in Graefe-Saemisch, Handb. F. J. von Becker, Archiv f. Ophthalm. Bd. IX. Sernoff, Mikr. Bau der Linse. Ibidem. Bd. XIII. O. Becker, Zur Anat. d. ges. u. kranken Linse. Wiesbaden 1887.

Mit der Entstehung der Linse hängt auch jene des den Raum zwischen Linse und Retina füllenden Glaskörpers zusammen. Wie mit der Umbildung der primären Augenblase in den Augenbecher ectodermales Gewebe die Linse entstehen ließ, so geht aus mesodermalem, welches hinter der Linse einwandert, der Glaskörper hervor, der seine bindegewebige Textur allmählich verliert, ebenso wie den Zusammenhang nach außen, nachdem die Retinalspalte ihren Abschluss gefunden hat. Dieser ontogenetische Vorgang beruht auf einem phylogenetischen, der uns in seinen einzelnen Stadien unbekannt ist. Nur den Anfang können wir vermuthen, indem wir das Gewebe des Glaskörpers im Bindegewebe des Integuments erblicken, wie in der Epidermis den Mutterboden der Linse.

Eine Veränderung des Gewebes des Glaskörpers lässt die bindegewebige Textur bald verloren gehen, im Zusammenhang mit der Erwerbung der dioptrischen Bedeutung. Allein es bleibt noch von den primitiven Beziehungen die Beziehung zu *Blutgefäßen*, als deren Träger auch das veränderte Gewebe erscheint. Sie erscheinen da, wo sich noch Reste des primitiven Gewebes des Glaskörpers erhalten, an der Oberfläche des letzteren, an der Grenze gegen die Retina, so dass man sie in gewissem Sinn auch der Retina zurechnen kann (O. Schultze), welcher sie wohl nutritorische Functionen leisten, aber Petromyzon wie die niederen Abtheilungen der Fische (Selachier, Chimären, Störe und Dipnoer) besitzen sie nicht, ebenso viele Teleostei (z. B. Esox, Salmo, Gadus). Dagegen trifft man sie dort bei den Knochenganoiden und einer großen Teleosteizahl, jenen, welche keinen Sichelfortsatz besitzen. Im Allgemeinen erhält sich diese Einrichtung bei Amphibien und in den höheren Abtheilungen der Wirbelthiere. Die zu- und abführenden Wege — Arterien und Venen — finden sich auf der Bahn, welche der Glaskörper im Innern des Augenbechers nahm, und treten bald durch die Papilla nervi optici, bald durch die Retinaspalte oder an deren Localität ins Innere des Bulbus. Auch die Gefäße der bei einem Theile der Teleostei und bei Sauropsiden getroffenen, bei der Chorioides vorgeführten Fortsatzbildungen gehören hierher. Den Amphibien, auch den Schlangen, kommen Gefäße an der Oberfläche des Glaskörpers zu.

Bei den Säugethieren besitzen die Gefäße eine zeitliche Beschränkung und haben zugleich neue Beziehungen erlangt, indem eine aus der Sehnervpapille tretende Arterie (A. hyaloidea) durch den Glaskörper zur Linse verläuft und sich auf deren hinterer Fläche verbreitet, und von da nach der Pupillarmembran sich

fortsetzt, so dass die Linse von einer gefäßhaltigen Kapsel umgeben ist. Dieser Gefäßapparat erhält sich bis zur Geburt, bei manchen noch länger (sogenannte blindgeborene Säugethiere), während die Gefäße der Glaskörperoberfläche schon länger rückgebildet sind.

Diese Rückbildung steht im Zusammenhang mit der *Vascularisirung der Retina*. Diese entbehrt aller Gefäßbeziehungen in den niederen Abtheilungen der Fische. Bei der Entfaltung oberflächlicher Glaskörpergefäße dürfen diese als auch der Retina dienend zu erachten sein, so bei einem Theil der Fische, bei Amphibien und Schlangen, und endlich auch in frühen Stadien der Säugethiere. Beim Aal hat dieser Gefäßapparat sich sogar in die Netzhaut fortgesetzt und derselben zwei Gefäßschichten geliefert. Ob die Gefäße der Fortsatzgebilde an der Retinalspalte bei manchen Fischen und Sauropsiden von nutritorischem Einfluss auf die Retina sind, ist zweifelhaft. Dagegen beginnt bei den Säugethieren eine eigene retinale Gefäßbildung, welche jedoch nicht von den den Sehnerven durchsetzenden Gefäßen ausgeht, die mit der Glaskörperbildung in ihn eindrangen, sondern von hinteren Ciliararterien (O. SCHULTZE), und sich erst secundär mit jenen in Zusammenhang setzt (Schwein, Wiederkäuer).

Die Entfaltung der Retinalgefäße hält sich auf verschiedenen Stufen. Sie wird beim Pferd nur in der Umgebung der Papille angetroffen, so dass der größere Theil der Netzhaut gefäßlos ist. beim Kaninchen folgen die Gefäße nur den markhaltigen Bündeln, in welche der Opticus ausstrahlt. Auch bei Cavia führt nur ein Theil der Retina Gefäße.

Ein die Linse befestigender Apparat entsteht in der *Zonula Zinnii* bei Säugern aus dem mit dem Glaskörper in Zusammenhang befindlichen, die Linse umgebenden Gewebe nach Schwund der Gefäße. Wie sich ein *Ligamentum suspensorium* der Linse bei Teleostei genetisch verhält, bleibt noch festzustellen.

Über den Glaskörper und seine Gefäße s. H. VIRCHOW, Gefäße im Auge und der Umgebung des Auges beim Frosche. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV. Ferner Derselbe, Beiträge z. vergl. Anat. des Auges. Berlin 1882. Derselbe, Glaskörper und Netzhautgef. des Aales. Morph. Jahrb. Bd. VII. O. SCHULTZE, Zur Entwickelungsgeschichte des Säugethierauges. Festschrift f. KÖLLIKER. 1892.

Über den Glaskörper s. IWANOFF in STRICKER's Gewebelehre. CIACCIO in MOLESCHOTT's Untersuch. z. Naturl. Bd. X.

Von den Hülfsorganen des Augapfels.

A. Muskulatur.

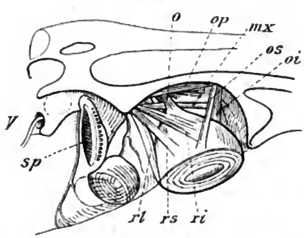
§ 254.

Wie der Bulbus aus sehr verschiedenen, zum Theil dem eigentlichen Sehapparat ursprünglich ganz fremden Bestandtheilen sich aufbaut, so treten auch fernerhin aus seiner Umgebung mancherlei Theile in seinen Dienst. Davon sind Muskeln die ältesten, welche allen Cranioten gemein, ererbt aus Zuständen, welche uns unbekannt sind. Das erste Erscheinen dieser Anlagen zeigt sich bei den Selachiern in der Form der Somiten, die den Rumpfsomiten für gleichwerthig erachtet worden sind. Wenn auch aus ihnen die Augenmuskeln hervorgehen, so

bleibt doch deren Vorgeschichte völlig ungewiss, und es sind bis jetzt nur Andeutungen bekannt geworden, dass die Musknlatur der Kiemen an ihnen Antheil hat (HATSCHEK, KUPFFER). Die Mehrzahl der Muskeln sondert sich aus dem ersten Somiten, nämlich drei gerade Augenmuskeln, und der untere schiefe, auch ein am Boden der Orbita nach vorn ziehender Muskel geht daraus hervor (C. K. HOFFMANN), während der äußere gerade aus dem zweiten, der obere schiefe aus dem dritten Somiten entsteht.

Alle entspringen von der Orbitalwand und inseriren sich meist mit einer platten Sehne an die Sclera (Fig. 587), die vier geraden hinter dem Sehnerven, die beiden schiefen vor demselben, was am meisten bei den Selachiern ausgeprägt ist, wo die Ursprungsstellen der Muskeln jeder Gruppe sich nahe liegen. Diese Disposition erhält sich noch unter den Fischen, wenn auch im Ursprung manche Abweichungen vorkommen, nnd auch bei den Sauropsiden ist sie erkennbar, aber die Ursprünge der geraden Muskeln sind mehr der Austrittsstelle des Sehnerven genähert, was noch mehr bei Amphibien der Fall ist. Den Säugethieren wird der engere Anschluss der Mm. recti um das Foramen opticum zur Regel. Für den M. obliquus superior vollzieht sich aber eine Änderung des Ursprungs bei den Monotremen (GÖPPERT). Ein Theil des Muskels hat die alte Ursprungsstelle bewahrt, während ein anderer weiter vom Grunde der Orbita herkommt und vorn nur durch einen Sehnenstreif festgehalten im Winkel mit den alten Ursprungsportionen zum Bulbus zieht (Echidna). Anderenfalls verschwindet die vordere Ursprungsportion und die allein bestehende hintere zieht mit einer Sehne durch eine ausgebildete Trochlea zum Bulbus (Ornithorhynchus). Zugleich ist der Ursprung noch weiter als bei Echidna nach hinten gerückt, während die übrigen Säuger ihn dicht am Ursprung der geraden Augenmuskeln besitzen.

Fig. 589.



Muskeln des rechten Auges von Centrophorus crepidalbus. *rs, rl, ri* M. rectus superior, lateralis, inferior. *os, oi* M. obliquus superior, inferior. *o* Opticus. *V* Vagus. *mx* Ram. max. sup. *op* Ram. ophthalmicus. *sp* Spritzloch.

Wenn auch diese Muskeln von Petromyzon an durch die Wirbelthierreihe gleichartig sich zu verhalten scheinen, *so sind die der einzelnen Abtheilungen doch nicht einander homolog.* Die genauere Prüfung ergiebt für die einzelnen Abtheilungen sehr verschiedene, auch in der Innervation ausgeprägte Befunde. So entsteht der Rectus internus der Holocephalen weit vorn in der Orbita, weit entfernt vom Rectus superior-Ursprung, während beide Muskeln bei Selachiern im Ursprung benachbart sind (Fig. 589). Die Holocephalen haben damit wohl den älteren Zustand, denn ein einmal zum Grunde der Orbita gelangter Muskel wird diesen Vortheil für seine Function nicht wieder aufgeben. Andererseits ist auch bei Petromyzon der Rectus internus in dem gleichen Falle, aber die Oculomotoriuszweige, die er empfängt, treten zuvor

durch den Obliquus inferior. Dadurch wird wahrscheinlich, dass der Rectus internus bei Petromyzon nicht von einem der anderen Recti hervorgegangen ist, sondern mit dem Obliquus inferior gemeinsam entstand. Ontogenetisch ist hier auch eine gemeinsame Masse erkannt im Zusammenhang mit einem vordersten Visceralbogen. Ausführliches über diese Verhältnisse siehe bei ALLIS, Amia, S. 519.

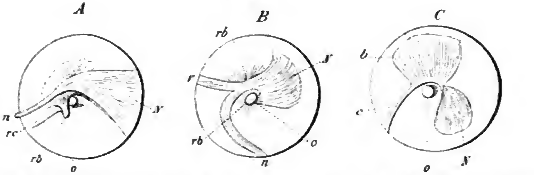
Aus der durchgeführten, hier nur angedeuteten Vergleichung ergiebt sich das Bestehen von Veränderungen an dieser Muskulatur, welche, ursprünglich wohl anderen Einrichtungen dienend, erst allmählich vom Bulbus erworben wurde und in diesem Dienst noch weitere Umwandlungen erfuhr. Deren Bedeutung vermögen wir gegenwärtig noch nicht zu ermessen, aber wir verkennen desshalb doch nicht, dass hier mit diesen Muskeln ein Weg beginnt, welcher vielleicht zu tieferer Erkenntnis der Phylogenese des Auges zu führen vermag.

Von den geraden Augenmuskeln geht eine zuerst bei Amphibien erscheinende Bildung einer neuen Muskulatur aus, welche innerhalb der Geraden zum Bulbus tritt. Sie stellt einen *Retractor bulbi* (Musc. suspensor bulbi, Musc. choanoides) vor und wirkt als solcher auch mittelbar auf die Augenlider. Er zeigt sich bei Rana in mehrere, theilweise sich deckende Portionen gesondert, erscheint aber bei Reptilien (Fig. 590 *A*, *B*, *rb*) nicht mehr so umfänglich, dagegen in neuen Beziehungen, welche unser Interesse bei dem Bewegungsapparat der Nickhaut in Anspruch nehmen werden. Unter den Säugethieren besitzt der Retractor größte Verbreitung. Er erscheint häufig in vier Portionen gesondert, den Recti ähnlich, aber keineswegs immer in einer diesen entsprechenden Anordnung. Den Primaten geht er ab, doch zeigen spärliche Reste bei niederen Quadrumanen, dass sein Fehlen auf Rückbildung beruht (OWEN). *In seiner Entstehung hängt der Muskel mit dem M. rectus externus zusammen, wie er auch mit diesem vom N. abducens innervirt wird.* Beim Alligator (Fig. 590 *A*) treffe ich den niedersten Zustand: der Retractor ist eine neue Portion des Rectus externus (*re*), welche sich um die Antrittsstelle des Sehnerven an die Sclera an der dorsalen Hälfte der letzteren fächerförmig verbreitet. In der Figur scheinen beide Muskel getrennt zu sein, da der gemeinsame Bauch abwärts gekehrt ist. Nachdem man aber den Retractor (*rb*) in die Höhe gerichtet hat überzeugt man sich von dem Zusammenhang mit dem Rectus externus und gewinnt damit einen Einblick in diesen Sonderungsprocess, von welchem uns nur einzelne Stadien vorliegen. Bei Chelonia nimmt er in ähnlicher Art, aber in mehrere, einen Zusammenhang mit den den Rectus externus nicht erkennen lassende Bündel getheilt, seinen Anschluss an die Sclera (*B*, *rb*). Auch bei den Eidechsen besteht kein Zusammenhang mit jenem Rectus und eine unbedeutende Volumsentfaltung.

An diese Veränderungen des M. rectus externus knüpfen sich fernere an, welche eine Nickhaut bewegen, die vom vorderen oder medialen Augenwinkel auszugehen pflegt. Sind es auch in den verschiedenen Abtheilungen differente Verhältnisse, so besteht doch eine gewisse Gemeinsamkeit. Zunächst liegt diese in dem Vorkommen des die Nickhaut bewegenden Muskels (M. nictitans).

Dieser ist überaus mannigfaltig in den einzelnen Abtheilungen, sowohl was den Ursprung als die Endsehne des Muskels betrifft. Der Muskel entspringt beim Alligator und bei Chelonia vom Bulbus, ebenso bei Vögeln, wo er als *M. pyramidalis* bezeichnet ward. Bei *Crocodilen* und Schildkröten bietet die mediale Seite des Bulbus die Ursprungsfläche dieses *M. pyramidalis*, während bei den Vögeln der Muskel mehr nach unten gerückt ist (Fig. 590 *A, B, C, N*). Der *Zusammenhang mit*

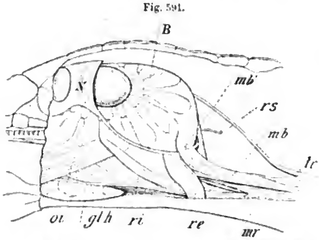
Fig. 590.



Muskeln der Nickhaut von *A* Alligator, *B* Chelonia, *C* Anas. *o* Opticus. *rb* Retractor bulbi. *rc* Rectus externus. *N* Nickmuskel (M. pyramidalis). *n* Endsehne desselben. *c* desgleichen. *r* zum Lide. *b* M. bursalis.

dem Retractor bulbi bei den ersteren lässt ihn als ein aus diesem entstandenes Differenzirungsproduct ansehen. Aus ihm geht bei Crocodilen successive eine Endsehne hervor, wobei der Muskel sich, oberhalb des Sehnervs den Retractorbauch kreuzend (Fig. 590 *A*), an die temporale Seite des Bulbus begiebt, wo die Endsehne (*n*), nach vorn gewendet, an der Nickhaut Befestigung nimmt. Die *Schildkröten* (*B*) schließen sich hinsichtlich des Muskels den Crocodilen an, allein es ergeben sich etwas verschiedene Verhältnisse, indem vom Muskel ein Sehnenzug zur Nickhaut, ein anderer zum unteren Augenlide tritt. Dagegen lassen sich bei den *Vögeln* bestehende Complicationen aus dem Verhalten der Crocodile verstehen. Ein neuer Muskel besteht hier, vom oberen Theil der Sclera entspringend (Fig. 590 *C, b*) und gegen den Sehnerven zu verlaufend, wo er mit einer Tasche die Endsehne des Pyramidalis umfasst. Dieser *M. quadratus* (*bursalis*) erscheint als eine Sonderung des Retractorbauchs, über welchen bei Crocodilen der Pyramidalis seinen Weg nimmt (vergl. Fig. 590 *C* mit *A*).

Fig. 591.



Linkes Auge von Lacerta viridis mit dem Muskelapparat. *B* Bulbus. *N* Nickhaut. *rs, ri, re* gerade Augenmuskeln. *oi* Obliquus inferior. *mr* Musc. retractor. *mb, mb'* Musc. bursalis. *tr* Trigeminuszweig. *glh* Harder'sche Drüse. (Nach Max Weber.)

Wie bei den Vögeln, ist auch bei den *Lacertiliern* die die Nickhaut leitende Sehne von dünner Beschaffenheit, aber es fehlt der M. pyramidalis, welcher sie bewegt. Statt dessen nimmt sie Befestigung an der nasalen Orbitalwand, und als Bewegungsapparat besteht ein anderer *M. bursalis* (Fig. 591 *mb*), welcher, wie der erstere, aus einer Abspaltung des Retractors hervorgegangen ist. Mit diesem theilt er den Ursprung vom hinteren Theile der Orbita und auch den

Verlauf zum Bulbus, oberhalb des M. retractor, bis er, wieder mit einer Tasche die Sehne der Nickhaut (N) umfassend endet, aber noch darüber hinaus einen schwachen Bauch zum Bulbus gelangen lässt. Ob dieser Muskel dem anderen, Bursalis, homolog ist, kann zweifelhaft erscheinen, aber von dem Verhalten bei Crocodilen ausgehend, wird man den Zusammenhang verstehen, unter der Annahme, dass der Pyramidalis den Bulbus verließ und, auf die Orbitalwand gewandert, dort die Befestigung der Nickhautsehne mit seiner Rückbildung zu Stande gebracht hat. Somit ergiebt sich für den Bewegungsapparat der Nickhaut der Sauropsiden eine einheitliche Grundlage, die vom Retractor bulbi ausgeht.

In der Wirkung besteht zwischen dem bei *Vögeln* und dem bei *Lacertiliern* vorhandenen *M. bursalis* eine bedeutende Divergenz. Bei den Vögeln kommt dem Muskel mit seinem die Nickhautsehne aufnehmenden Canal mehr eine durch die Zugwirkung des M. pyramidalis nöthig gewordene Sicherung des Sehnerven zu. Der Bursalis wird zwar durch Heben der Nickhautsehne deren Weg etwas verlängern und damit eine Steigerung der Wirkung des Pyramidalis veranlassen können, aber eine Bewegung der Nickhaut, ein Vorwärtsziehen derselben, kann er nicht bewirken.

Ganz anders verhält es sich bei den *Lacertiliern*. Hier ist der Muskel ein Aufwärtszieher der Nickhaut, und sein ganzes anatomisches Verhalten steht damit im Zusammenhang, wie aus der oben gegebenen Darstellung leicht entnommen werden kann. Ob die Ausbildung des Muskels in der gegebenen Art durch den Verlust des Pyramidalis entstand oder vielleicht auch umgekehrt, ist fürs Erste nicht sicherzustellen. Jedenfalls ist die Veränderung bei Lacertiliern weitergehend als bei Vögeln, womit nicht gesagt sein soll, dass sie auch die ältere sei.

B. Integumentgebilde (Lider).

§ 255.

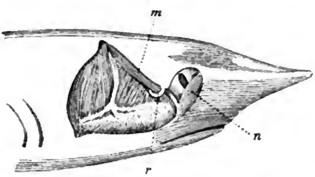
Wie vom Integument her wichtige ins Innere des Bulbus aufgenommene Gebilde entstanden, so gehen auch fernerhin bedeutsame Einrichtungen für die Gesammtheit des Bulbus aus dem Integument hervor. Der mit der Cornea zusammenhängende Theil stellt die *Conjunctiva* vor, und weiterhin zeigen sich mehr oder minder das Auge überragende Faltungen des Integuments als *Augenlider*. Solchen begegnet man schon bei Fischen, wo sie bei Selachiern im Ganzen als kreisförmig, aber doch mehr als obere und untere Falte angedeutet sind und bei manchen Haien vom Inneren der unteren Falte eine Membran als Nickhaut ausgeht. Transparente unbewegliche Falten erstrecken sich bei manchen Teleostei von vorn und von hinten her über das Auge (Clupeiden, Scomberoiden) und können eine größere Fläche des letzteren bedecken. Auch eine Ringform können solche Falten annehmen (Orthagoriscus). So entstehen in mannigfaltiger Art äußere Schutzgebilde schon bei den Fischen.

Bei Selachiern bildet die äußere Haut eine obere und eine untere Falte, wobei es bei manchen Haien zu einer *Nickhaut* kommt, welche wir nicht einfach an die schon früher behandelten Nickhautbildungen anreihen dürfen. Das Gebilde besteht bei den Galei, Carchariae, Triaenodonten und Musteli und ist eine Duplicatur der inneren Lamelle des unteren Augenlides. Sie liegt nicht bloß unten, sondern genauer unten und vorn, so dass ihr Stand schief gegen die Längsachse des Körpers gerichtet ist. Die äußere Fläche theilt mit dem übrigen Integument

den Placoidbesatz. Diese Membran kann bald nur einen kleinen Theil des Auges, bald den größten Theil desselben bedecken.

Ein Bewegungsapparat ist in einem Muskel gegeben, welcher schon vorkommt, ohne dass eine Nickhaut besteht. Er ist von Acanthias abgebildet (Fig. 409) (G. RUGE). Seine Lage an der Oberfläche der Orbita und noch etwas hinter derselben lässt erkennen, dass er der Muskulatur des Bulbus fremd ist, wie er denn auch dem Gebiet des Trigeminus angehört. Der platte Bauch läuft vorn in eine Aponeurose aus, welche sich nach den beiden Augenlidern vertheilt, wenn er auch als *Retractor palpebrae superioris* bezeichnet wurde (G. RUGE). Bei den Haien mit Nickhaut besteht ein ähnlicher Muskel, bald höher, bald tiefer entspringend, bei Mustelus laevis gleichfalls von RUGE in jener Deutung dargestellt. Aber bei demselben wird auch ein anderer Muskel als *Levator palpebrae nictitans* zur Kenntnis gebracht, so dass wir es also mit zwei Muskeln zu thun haben. Der eigentliche Nickhautmuskel verläuft bald direct zum hinteren Theil der Nickhaut herab, an welchem er sich mit einer kurzen Endsehne befestigt (Galeus, Mustelus), bald ist er noch mit dem anderen Muskel in Connex (Carcharias). Dieser bildet mit seinem Bauch eine Schleife (Fig. 592 *r*), durch welche der erstgenannte Muskel (*m*) wie auf einer Rolle verläuft. Ich nehme also an, dass die beiden von RUGE genau dargestellten Muskeln zu dem einen Apparat umgeändert sind, speciell, dass der Retractor des oberen Lides die Schleife bildet.

Fig. 592.



Kopf von Carcharias. *n* Nickhaut. *m* Muskel derselben. *r* Retinaculum für die Endsehne des Muskels. (Nach JOH. MÜLLER.)

Die gleiche Befestigungsstelle der Nickhaut, sowohl die der Haie wie jener der Sauropsiden, kann auf das Bestehen einer Homologie dieser Apparate schließen lassen. Ich ziehe aber vor, eine solche als noch nicht erwiesen anzusehen, indem außer der Verschiedenheit der Innervation noch manches Andere besteht, was eine Verknüpfung nur durch mehrfache Hypothesen ermöglicht.

Bei den Amphibien gedeihen Lidbildungen zu größerem Umfang schon bei Salamandrinen, mehr bei Anuren; den Perennibranchiaten sind sie rudimentär geworden. Bei Anuren erhält das untere Lid eine besondere Ausbildung, es zeigt sich durchsichtig und wird als *Nickhaut* bezeichnet, da es durch einen eigenen Mechanismus beweglich ist. Ihm zugehende Muskulatur besteht nur in einer Abzweigung des am Orbitalboden sich ausbreitenden sogenannten Levator bulbi und wirkt als *Depressor* des Lides. Zuweilen ist diese Membran durch eine lidartige Bildung vom Integument abgesetzt (Bufo).

Die Ausbildung der Augenlider erreicht bei Sauropsiden eine hohe Stufe. Bei den meisten Reptilien wie den Vögeln kommt zu den äußeren Lidern noch eine

von der nasalen Seite her mehr oder minder vom unteren Lid ausgehende *Nickhaut* (Membrana nictitans) hinzu, welche den Bulbus abzuschließen vermag. Die in § 254 beschriebene Muskulatur dient ihrer Bewegung. Bei Ascalaboten und Schlangen besteht an Stelle des Lides eine durchsichtige feste Membran, welche einen vor der Cornea befindlichen Raum (Conjunctivalsack) abschließt. Wahrscheinlich ist dieses Verhalten *aus einer Nickhaut entstanden* und nicht aus einer Verwachsung von Lidern, wenn auch die Ontogenese eine ringförmig vorwachsende Falte nachgewiesen hat (RATHKE), denn in der Nickhaut besteht bereits ein pellucider Apparat, dessen directe Entstehung aus integumentalen Lidfalten, wie sie die übrigen Reptilien besitzen, phylogenetisch nicht zu verstehen ist. An die neue Bildung knüpfte sich dann wohl secundär die Reduction des eigentlichen Lides, welches jedoch noch deutlich vorhanden ist (FICALBI). Die Lidbildung geht bei Chamäleonten in eine Ringform über, welche, durch Muskulatur beweglich, nur die Pupille frei lässt. Im Verhalten der beiden Augenlider zu einander zeigt das obere sich im Übergewicht über das untere bei Crocodilen, wo es in einem Hautknochen eine Stütze besitzt. Auch bei Säugethieren ist das obere bedeutender, während bei Vögeln das untere vorherrscht und auch bei Eidechsen das beweglichere ist. Ein *M. levator* des oberen Lides kommt den Schildkröten, Crocodilen, Vögeln und Säugethieren zu, den Eidechsen, Schildkröten und Vögeln ein *Depressor* des unteren. Der Levator des oberen Lides der Säugethiere erhält seinen Nerven aus dem Oculomotoriusast des M. rectus superior, darf also als eine Abspaltung aus jenem Muskel gelten. Dazu kommt noch bei Säugethieren eine äußere, den Lidschluss besorgende Muskulatur, als *Orbicularis oculi* auch die Lider überkleidend, und durch eine mehr oder minder selbständig gewordene Portion des M. subcutaneus faciei (s. S. 633) dargestellt. Damit erlangt der Apparat des Augenlides eine neue Vervollkommnung.

Auch eine Nickhaut erhält sich am nasalen Augenwinkel bei Säugethieren, entbehrt aber der sie direct bewegenden Muskeln. Bei der Wirkung des Retractor bulbi schiebt sie sich vor das Auge. Bei bedeutender Ausbildung erscheint in ihr eine knorpelige Lamelle als Stütze, die aber nur functionell mit den Gewebsverdichtungen des Conjunctivalblattes der beiden Lider verglichen werden kann, welche die sogenannten *Tarsi* bilden. Bei den Primaten hat die auch als drittes Augenlid bezeichnete Nickhaut eine Rückbildung erfahren und tritt, wie in der *Plica semilunaris* des Menschen, nur als unbedeutende Falte auf.

Die sogenannte *Nickhaut* der *Frösche* zeigt sich in ihrem Mechanismus ganz abweichend von den anderen, ähnlichen Bildungen. An beiden Augenwinkeln geht von ihr eine Sehne aus, die sich *unterhalb* des Bulbus mit der anderseitigen verbindet, so dass ein sehniger Ring entsteht. Er ist mit dem über ihm befindlichen Retractor bulbi durch Bindegewebe im Zusammenhang, so dass die Nickhaut durch diesen Muskel über dem Auge bewegt wird.

MANZ, Beitr. der naturf. Gesellschaft zu Freiburg. Bd. II.

Über den Palpebralapparat der Schlangen und der Geckonen s. E. FICALBI, Atti Soc. Tosc. di Sc. nat. Pisa. Vol. IX. TRAPP, Symbolae ad anat. et physiol. organorum bulbum adjuvantium, et praecipue membr. nictitantis. Turin 1836. MAX WEBER, Über d. Nebenorgane d. Auges d. Reptilien. Arch. f. Naturgesch. 43. Jahrg. 1897.

C. Drüsen.

§ 256.

Das Integument liefert dem Auge endlich auch einen *Drüsenapparat*, dessen Secret, speciell im Dienst der Lider stehend, die offenliegende Cornea befeuchtet. Der Aufenthalt im Wasser beansprucht noch keine derartige Bildung, deren Entstehung sich erst mit dem Übergang zum Land und dem Aufenthalt in der Luft vollzieht, denn jene Organe fehlen den Fischen und beginnen erst bei den *Amphibien* aufzutreten. Aber es scheinen bei diesen noch indifferente Zustände obzuwalten, in so fern aus der Conjunctiva zwei Drüsen hervorgehen, welche aber noch nicht wie in den Befunden der höheren Abtheilungen sich darstellen. Nur für die Gymnophionen ist das Auftreten einer größeren Drüse am nasalen Augenwinkel sicher (SARASIN). Bei den *Reptilien* beginnt eine Drüse constant zu werden, welche am temporalen Augenwinkel zur Ausmündung gelangt, während eine andere am nasalen Winkel ausmündet. Die letztere stellt die *Harder'sche* oder *Nickhautdrüse* (LEYDIG) dar, die andere repräsentirt die Thränendrüse. Beide sind von verschiedener Structur. Die Nickhautdrüse nimmt bei Eidechsen als ein langgestrecktes Gebilde die vordere und untere Fläche des Bulbus ein und kann sich sogar temporalwärts ausdehnen, während sie bei Schlangen nasal dem Bulbus anlagert, sich von da aus aber auch nach vorn zu erstrecken kann. Den Schildkröten kommt sie in ähnlicher, dem Bulbus angeschlossener Lage zu, und ebenso den *Vögeln* und der Mehrzahl der *Säugethiere*, indem sie außer den Cetaceen nur den Primaten abgeht. Sie besitzt immer eine einheitliche, oft weite Mündung.

In der Structur und auch in der Qualität des Secretes ist die der temporalen Bulbusregion angelagerte *Thränendrüse* (Glandula lacrymalis) von der Nickhautdrüse verschieden. Sie ist oftmals kleiner als die letztere (Eidechsen), kann aber in manchen Fällen zu bedeutendem Umfang gelangen (Chelonia), und auch bei Vögeln übertrifft sie darin die Nickhautdrüse. Durch das Verhalten der Ausführwege erscheint sie schon bei Eidechsen, aber auch bei *Säugethieren* mehr als ein *Drüsencomplex*. Ihr Vorkommen scheint allgemein zu sein, denn auch bei Cetaceen ist sie erkannt (Delphine). Sehr reducirt ist sie bei den Robben.

Das seröse Secret ergießt sich in den Conjunctivalsack. *Abführwege* der Thränenflüssigkeit gehen gleichfalls vom Integument aus. Eine vom Auge zur Nase führende *epitheliale Rinne* ist bei Amphibien (Anurenlarven) allmählich zu einem Rohr abgeschlossen und mündet mit der Ausgestaltung der Nasenhöhle in diese selbst. So entsteht ontogenetisch ein *Thränennasengang*, welcher wohl auch phylogenetisch eine oberflächliche Rinne zum Vorläufer hatte, deren Entstehung an die Gestaltungsverhältnisse der Nasenregion des Gesichts, speciell an die Mündung der Nasenhöhle in die Mundhöhle anknüpfte. Die Ontogenese hat diese Beziehungen durch die Reihe der Amnioten bewahrt, der Anfang des Thränennasenganges zeigt schon bei den Reptilien *Thränencanälchen*, die auf dieselbe Weise wie jener Gang entstehen und noch bei Eidechsen rinnenförmig beginnen. Sie vertheilen sich auf beide Lider, aber erst bei den Säugethieren ist der Eingang zu

den »Thränenpunkten« geformt. Die Entfaltung der Nasenhöhle beeinflusst die nasale Mündung des Thränennasenganges, die weiter nach hinten gerückt und bei Säugern unterhalb der unteren Muschel sich vorfindet.

In ihrer feineren Structur differiren beiderlei Drüsenorgane. Die *Nickhautdrüse* besteht bei den Sauropsiden aus ramificirten Schläuchen, welche ringsum mit kleineren, blind geendigten Röhren besetzt sind: den eigentlich secretorischen Theilen. Am deutlichsten ist diese Structur bei Vögeln ausgesprochen. In den *Thränendrüsen* herrscht eine einfachere, tubulöse Structur.

G. Born, Nasenhöhlen- und Thränennasengang der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. II. B. Hoffmann, Die Thränenwege der Vögel u. Reptilien. Zeitschr. f. Naturwiss. 1882. J. MacLeod, Sur la struct. de la Gland. de Harder du Canard domestique. Archives de Biol. Tome I. F. Leydig, Saurier (op. cit.) und Über die Kopfdrüsen einheim. Ophidier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. Sardemann, Zur Anat. der Thränendrüse. Zool. Anz. 1884. A. Jouves, Rech. sur le Développement des voies lacrymales. Toulouse 1897.

D. Orbita.

§ 257.

Nachdem der Augapfel aus seiner Umgebung eine Reihe von Organen zur Sicherung seiner Function wie zur Erhöhung derselben sich dienstbar gemacht und dieselben in diesem Dienst zu mannigfacher Ausbildung gelangten, beeinflusst die Gesammtheit dieser den Bulbus umgebenden Organe schließlich auch das benachbarte Cranium. An diesem kommt eine, bei Cyclostomen kaum angedeutete, von den Selachiern an bei den Gnathostomen mächtig sich ausprägende Anpassung zum Ausdruck, und bildet damit ein gemeinsames Schutzorgan für jene Theile, die Augenhöhle des Craniums oder die *Orbita*. Wie schon am Knorpelcranium der Selachier jene Anpassung bedeutende Modificationen hervorrief und die allgemeinen Formbefunde desselben auch fernerhin an dem knorpeligen Zustand wiederkehren, so tritt mit der Knochenbildung die Beziehung noch mehr hervor, und manche Knochen erhalten sich im exclusiven Dienst der Orbita.

Die Ausbildung des Bulbus und seiner Adnexe bringt noch weiter eingreifende Veränderungen hervor. Bei vielen Teleostei hat die Verlängerung der geraden Augenmuskeln einen in die Basis cranii sich fortsetzenden Canal hervorgerufen, welcher sich bis ins Occipitale basilare erstrecken kann. Bei Amia nimmt ihn der M. rectus externus ein. Dass der Augenmuskelcanal aus einem schon bei Selachiern von mir dargestellten und auch in jenen Beziehungen vermutheten Canalis transversus hervorgeht, ward bei Lepidosteus näher begründbar (Sagemehl). In allen Fällen entspringt aus dieser Canalbildung eine Fülle von Modificationen benachbarter Skelettheile, die auch der Reduction verfallen können. Ein allgemeinerer Eingriff geschieht bei Volumszunahme der Orbitalorgane auf die mediale Orbitalwand, und bringt schon oben (§ 117) dargelegte Veränderungen hervor, welche mit der Bildung eines dünnen, sogar membranösen *Septum interorbitale* ihren Abschluss finden (Sauropsiden).

In der Orbita nehmen mit dem Bulbus und seinen Adnexis noch manche

andere Theile Platz. Bei den Säugethieren ist der hintere Orbitalraum als *Schläfengrube* (Fossa temporalis) fortgesetzt, von welcher er allmählich sich sondert (§ 121). Den letzten engen Zusammenhang beider Gruben bildet die Fissnra orbitalis inferior. Die Orbita ist aber doch schon bei weiter Communication gegen die Schläfengrube durch eine die Ausbreitung glatter Muskulatur tragende Membran (*Musc. orbitalis*, H. MÜLLER), deren Rest noch als Verschluss der erwähnten nnteren Orbitalspalte erhalten bleibt. Die Wirkung des Bulbns erstreckt sich somit in mannigfacher Art auf die gesammte Umgebnng.

IV. Vom Riechorgan.

Verhalten bei Wirbellosen.

§ 258.

Zu der Beurtheilung der hierher zu rechnenden Organe fehlt uns wieder jedes sichere Kriterium, da wir nicht unbedingt aus der Structur des Organs auf seine Verrichtungen schließen können, gemäß der Vielartigkeit der hier in Betracht kommenden Zustände des umgebenden Mediums (siehe darüber auch S. 849, 850). Im Allgemeinen gelten die am Vordertheil des Körpers befindlichen Einrichtungen als Riechorgane, die bald als Gruben, bald als Erhebungen sich darstellen und mit Cilien bedeckt sind. Solche paarig vorhandene *Riechgruben* sind bei *Würmern* verbreitet. Sie treffen sich schon bei Turbellarien, bedeutender ausgebildet bei Nemertinen, wo sie, mit schlitzförmigem Eingang versehen, sackförmig gestaltet sein können nnd enge Beziehungen znm Centralnervensystem (Gehirn) erkennen lassen. Sie bezeugen die Wichtigkeit des Organs, indem entweder ein Ganglion demselben sich anlagert oder der Schlauch selbst bis zu dem Gehirntheil eindringt. Auch den Chätopoden fehlen ähnliche den Kopftheil auszeichnende Organe nicht, und bei den Chätognathen ist es ein unpaarer, hinter den Sehorganen gelegener Wimperstreif, welcher, durch einen paarigen Nerven versorgt, dadnrch sich jenen Organen anreihen lässt.

Den *Arthropoden* fehlen solche Organe gänzlich, wohl im Zusammenhang mit der Ausbildung eines epidermalen Chitinskelets, dagegen scheint die Fnnction von Fortsatzbildungen geleistet zu werden, welche bei *Crustaceen* büschelartig oder in Reihen geordnet an den vorderen Antennen vorhanden sind. Sowohl die allmähliche terminale Verdünnung der Chitincuticula als auch die Zutheilung eines Nerven lassen deren Endstrecke für Riechwahrnehmungen geeignet erscheinen. Daran schließen sich auch die Antennen der *Tracheaten* (Insecten und Myriapoden) als Träger von kleinen konischen Fortsätzen mit weicher Spitze und Endapparaten von Nerven.

In freierer Entfaltung kommen den *Mollusken* integumentale Sinnesorgane zu, welche den Riechorganen zugezählt werden dürfen, da sie sicherlich der Prüfung des umgebenden Mediums dienen. Die Verbreitung von Sinneszellen ist an

ihnen beobachtet. Solche Organe treffen wir in Anpassung an die Wichtigkeit jener Wahrnehmung für die Athmung *in der Nähe der Kiemen* ausgebildet. Sie erscheinen als Vorsprünge in der Mantelrinne der *Placophoren*, und, an ähnlicher Localität, kommen an der Basis der Epipodialtentakel niederer Prosobranchier die sogenannten »Seitenorgane« vor, während bei höheren die Mantelhöhle zum Sitz eines auf verschiedener Differenzirungshöhe stehenden Organs wird, welches man als *Osphradium* bezeichnet. Es ist nicht immer in sensorischer Organisation, eine im Beginn nicht einmal scharf begrenzte Strecke des Mantels in Kiemennachbarschaft, früher »Nebenrinne« benannt, da es zahlreiche Blättchen trägt. Ein Ganglion kommt an seiner Basis zur Ausbildung.

Auch bei *Cephalopoden* erscheint ein papillenförmiges Osphradium je an der Basis des unteren Kiemenpaares (Nautilus). Dass in diesen Organen speciell den Kiemen dienende Gebilde bestehen, erweist sich aus dem Vorkommen noch besonderer, gleichfalls als Riechorgane gedeuteter Einrichtungen. Solche liegen in dem zweiten Tentakelpaare (Rhinophor) der *Opisthobranchier* vor, an welchem auf die mannigfachste Art ausgeführte Vergrößerungen der Oberfläche vorkommen. Andere Tentakelbildungen sind mit nicht größerer Sicherheit als Organe des Geruchsinns angesprochen, und wenn bei *dibranchiaten Cephalopoden* eine Grube oberhalb des Auges gemäß der Structur ihrer Auskleidung, unter welcher sogar ein Ganglion besteht, mehr Ansprüche für ein Riechorgan zu gelten erheben darf, so ist doch der an gleicher Localität bei den *Tetrabranchiaten* vorkommende Augententakel in seiner Homodynamie mit der Riechgrube fraglich, und dass zu den Gastropodententakeln Beziehungen bestehen, ist zwar nicht unwahrscheinlich, allein es fehlen noch alle positiven Nachweise.

Endlich treten auch bei *Tunicaten* wieder andere Verhältnisse auf. Eine *Wimpergrube* im ectodermalen Theil der Kiemendarmhöhle stellt ein dem Gehirn angelagertes Divertikel vor und erscheint bei Ascidienlarven aus einer Ausbuchtung der Gehirnanlage entstanden, welche später von letzterer sich abschnürt. So ergeben sich für die großen Stämme der Wirbellosen sehr verschiedene, als Riechorgane gedeutete Befunde, welche nur, so weit sie direct aus dem Gehirn Nerven empfangen, als einander näher stehend aufzufassen sind. Daraus entsteht aber noch keine Homologie und wir sind zur Annahme polyphyletischer Zustände berechtigt, welche indifferenteren Hautsinnesorganen entsprungen sind.

Von dem Riechorgan der Wirbelthiere.

Monorhinie.

§ 259.

Wenn auch für die niedersten Zustände des Organs noch nicht alle Punkte zu völliger Klarheit gelangt sind, so liegen doch im Ganzen die hierher bezüglichen Einrichtungen von den *Cranioten* an in fast continuirlicher Reihe vor und lassen eine homologe Organbildung erkennen. Ob diese Reihe schon bei den Acraniern

beginnt, kann noch als in Frage stehend gelten. Jedenfalls haben wir es bei Amphioxus mit einem *unpaaren* Organ zu thun, welches als Wimpergrube sich darstellt (KÖLLIKER). Es liegt oberflächlich, linkerseits in der Nähe des Vorderrandes des Centralnervensystems, hinter dem als Augenrudiment gedeuteten Pigmentfleck, und hat seine Asymmetrie durch die Erstreckung des medianen Hautsaumes nach vorn hin erlangt. Ein kurzer unpaarer Riechnerv tritt zur Wimpergrube, von einer als Lobus olfactorius impar gedeuteten Vorspange des Gehirns.

Man erblickt in dieser Einrichtung eine Beziehung zu der Wimpergrube der *Tunicaten*, aber die Genese beider Organe bietet doch manche bedeutende Besonderheiten. Die Wimpergrube von Amphioxus geht aus der Mündung des Neuroporus hervor (HATSCHEK), indess der Neuroporus von Ascidienlarven, wenn er auch ähnlich wie bei Amphioxus in dorsaler Lage sich fand, sich bereits geschlossen hat, wenn die Entstehung der Wimpergrube (s. S. 723) stattfindet. Zur Vermittelung von beiderlei Befunden sind Hypothesen nöthig, die wir nicht zu leicht nehmen wollen, da die thatsächlichen Grundlagen fehlen. Immerhin bleibt die unter Betheiligung des Gehirns erfolgende Entstehung des genannten Organs ein wichtiger Umstand.

Mit einer neuen Einrichtung steht die Genese des Riechorgans bei den *Cranioten* im Zusammenhang, und diese treffen wir bereits bei Cyclostomen. An der Stelle, welche vorher dem Neuroporus zukam, erscheint eine ectodermale Verdickung, die *Riechplatte* (KUPFFER), und von dieser aus senkt sich allmählich ein ectodermaler Schlauch herab, die Anlage der Hypophyse (s. S. 777), während der dorsale Rand der Riechplatte eine Abgrenzung empfängt. Da von der dorsalen Umgebung des Mundes her ein Wachsthum nach oben zu stattfindet, kommt die anfänglich frei gelegene Riechplatte an die hintere Wand des in den Hypophysenschlauch fortgesetzten Raumes zu liegen, dessen Eingangsöffnung eine dorsale Lage hat. Ob dieser für Ammocoetes durch KUPFFER nachgewiesene Vorgang auch für Myxinen Geltung hat ist unsicher, aber in hohem Grad wahrscheinlich. Wir haben somit hier ein Riechorgan, welches *durch seine Ausmündung einheitlich, unpaar* erscheint. Diese *Monorhinie* findet aber einen *Widerspruch in dem doppelten Riechnerven*, der einen noch älteren Zustand, in welchem auch die Riechplatte paarig war, nothwendig voraussetzen lässt. *Die Einheitlichkeit der Riechplatte wird somit als eine erst bei den Cyclostomen erworbene gelten müssen, bedingt durch die Umgebung, durch welche die selbständige Entfaltung des epithelialen Gebietes eines jeden der beiden Riechnerven eine Hemmung erfährt.* Im Besonderen ergeben sich in den beiden Cyclostomenabtheilungen wichtige Unterschiede. Die Wand der Nasenhöhle empfängt knorpelige Stützen vom Cranium und trägt die Ausbreitung der Riechnerven, während eine Fortsetzung des Raumes als Canal nach hinten verläuft und mit sackartiger Erweiterung dem Kopfdarm angeschlossen blind endet (Fig. 187 *A, gr*) (geschlossener Nasengaumengang) (*Petromyzon*). Im anderen Fall ist der bei Petromyzon nur kurze Eingang zur Riechhöhle in ein längeres, am Vorderende des Körpers oberhalb des Mundes geöffnetes Rohr umgebildet, welches Knorpelringe als Stützen besitzt. Radiär angeordnete Längsfalten der Schleimhaut zeichnen die Riechhöhle aus, und der ventral von ihr abgehende Canal durchbohrt den

Kopfdarm (offener Nasengaumengang) (*Myxine*). Wir lassen dahingestellt sein, ob auch für Petromyzon eine »Durchbohrung des Gaumens« angelegt wird (KUPFFER). Der Weg dazu ist allerdings beschritten und Myxine besitzt einen deutlichen Nasengaumengang. Die Verschiedenheit von beiden Befunden entspricht nur der großartigen Divergenz, in welcher beide Abtheilungen zu einander sich verhalten.

Indem wir für Myxine den primitiven Zustand annehmen, erachten wir die einen Nasengaumengang führende *Hypophysenanlage als eine zum Riechorgan gehörende Einrichtung*, deren erstes Auftreten in causaler Beziehung noch dunkel ist. Aber in dem ausgebildeten Nasengaumengang besteht ein Weg, auf welchem dem Riechorgan zugeleitetes Wasser zum Abfluss kommt, *so dass das erstere von Wasser durchströmt wird*. Damit besteht nichts Anderes, als was bei den übrigen Vertebraten auf mancherlei andere Art zur Ausführung kommt, dass das der Prüfung zu unterziehende Medium, sei es Wasser, sei es Luft, im Strom durch das Riechorgan geführt wird.

Es bedarf daher nicht der Hypothese eines *Palaeostoma* (KUPFFER), welches ja selbst ein dunkler Punkt ist, um die Hypophysenanlage zu verstehen in ihrer Bedeutung für jene Communication. Dass sie aber ontogenetisch sich forterhält, wenn für das Riechorgan andere Ausbildungen zu Stande kommen, kann entweder aus der Bedeutung der Hypophyse verstanden werden, daraus nämlich, dass hier ein wichtiges Organ besteht, oder es ist aus der großen Rolle zu ermessen, welche der Hypophysenschlauch einmal bei den Pseudomonorhinen gespielt hat, wofür die spärlichen, in den »Cyclostomen« erhaltenen Reste nur durch ihre oben beregte bedeutende Divergenz ein imposantes Gebiet für die Verbreitung jener Organisation wenigstens ahnen lassen.

Diese Einrichtung besitzt in ihrem oben dargestellten Anfange Anschlüsse an *Amphioxus*. Die zur Hypophysenbildung führende ectodermale Einsenkung, aus welcher auch der Nasengaumengang entsteht, tritt hier noch nicht auf, und die der Riechplatte entsprechende Wimpergrube bleibt in oberflächlicher, nur durch die secundäre Asymmetrie veränderter Lage, welche dem Vorderende des Gehirns entspricht. Der bei Amphioxus bestehende Zusammenhang mit dem Neuroporus musste mit dem Verluste des letzteren in Wegfall kommen.

In einem anderen Punkte ergeben sich zwischen Amphioxus und Cyclostomen bedeutende Differenzen. Wenn wir die noch mit dem Neuroporus im Zusammenhang sich findende Wimpergrube von Amphioxus als ein sehr primitives Riechorgan ansehen, so zeigt sich gegen die Cyclostomen eine Kluft, da bei diesen das Organ seine primitive Paarigkeit durch die Nerven documentirt. Diese Amphirhinie kann zwar aus der Monorhinie entstanden sein, allein die Zwischenstadien sind uns unbekannt. Die Kluft wird auch nicht überbrückt durch die Aufstellung eines Lobus olfactorius impar bei Ammocoetes (KUPFFER), denn das ist noch kein Riechlappen, da es keine Nerven entsendet. Es ist nur der indifferente, ontogenetisch zusammengezogene Zustand des gesammten Apparates, aus welchem die beiden Lobi olfactorii entstehen.

Die nächsten Vorfahren der Cyclostomen werden daher *Amphirhine* gewesen sein, welche die Duplicität des Olfactorius mit dem Besitz paariger Riechgruben erwarben. Diese Amphirhinie ging bei den Cyclostomen äußerlich verloren mit der Ausbildung des nasalen Apparates, wobei zunächst der Hypophysisbildung, dann aber auch der mächtigen Entfaltung von Mundorganen eine Rolle zukommt. Hierbei kommt zugleich die Divergenz zum Ausdrucke, welche am Craniotenstamme

der Cyclostomen und Gnathostomen sich darstellt, und welche die ersteren zum Ausgangspunkte der Cranioten zu nehmen verbietet.

Wie vieles Andere, sollte auch das Riechorgan aus einer »*Kieme*« entstanden sein. Siehe dagegen meine Bemerkungen in dem Artikel: Die Metamerie des Kopfskelets. Morph. Jahrb. Bd. XIII.

JOH. MÜLLER, Myxinoiden. I. Abth. A. KÖLLIKER, Arch. f. Anat. u. Phys. 1843. P. LANGERHANS, Unters. über Petromyzon Planeri. Berichte d. naturf. Ges. zu Freiburg. Bd. VI. C. v. KUPFFER, Studien z. vergl. Entw. d. Kopfes der Cranioten. 2. Heft. München und Leipzig 1894.

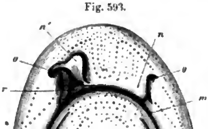
Amphirhinie.

§ 260.

Die bei den Cyclostomen sich trotz geänderter äußerer Verhältnisse forterhaltende, aber weniger zur Ausbildung gelangende Amphirhinie kommt bei den Gnathostomen zur höchsten Entfaltung. Das ist geknüpft an die Trennung der Hypophysisanlage von dem Riechorgan, welches jetzt ontogenetisch von der zur Hypophyse führenden Einsenkung gesondert liegt. Das Riechorgan ist mit der Lösung aus dem Hypophysenverbande frei geworden und geht bald aus dem Zustande der ontogenetischen Indifferenz in zwei gesonderte epitheliale Riechplatten über, aus denen die *Riechgruben* entstehen. So zeigt es sich ontogenetisch von den Fischen an bei allen höheren Formen.

Wir finden die *Riech-* oder *Nasengruben* bei den *Elasmobranchiern* in mehr ventraler Lage vor der Mundöffnung, bald mehr, bald minder vertieft. Die sie auskleidende Schleimhaut bildet bald radiär angeordnete, bald parallel gelagerte Falten (Fig. 594), durch welche besonders mit dem Vorkommen secundärer Fältchen eine beträchtliche Oberflächenvergrößerung gegeben wird. Die gesammte Fläche nimmt die Endigungen des Riechnerven auf. Auch das Cranium nimmt Theil und erscheint in Anpassung an die Riechgrube in verschiedenem Grade vertieft, auch den Rand der Grube überdachend, womit die Öffnung der Grube mancherlei Modificationen erhält. Einfach hat sie sich nur bei manchen Teleostei erhalten mit weiter äußerer Öffnung (Pharyngognathen, ein Theil der Chromiden, Labroiden u. a.). Bei *Selachiern* wird sie von zwei Seiten her durch klappenartige Vorprünge überlagert, *welche den Zugang zur Nasengrube in zwei Abschnitte sondern*, von denen der eine dem Eintritte, der andere dem Austritte des Wassers dient. Damit ist der Weg zu einem Durchströmtwerden der Riechgrube von Wasser angebahnt und es beginnen auch hier die oben (S. 953) angedeuteten Zustände des Organs. Während ein Theil der *Haie*, und zwar die primitiveren Formen derselben, dieses Verhalten für sich bieten, ist es bei einem anderen und bei

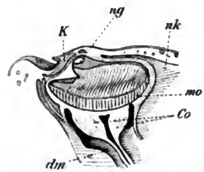
Fig. 593.



Untere Fläche des Kopfes von Scyllium. *m* Mundspalte. *o* Eingang zur Nasengrube. *n* Nasenklappe in natürlicher Lage. *n'* aufgeschlagene Nasenklappe. *r* Nasenrinne. Die Punkte in der Figur stellen Mündungen der Hautsinnesorgane vor.

allen *Rochen* in Zusammenhang mit dem Mund getreten und die Nasengrube ist durch eine Rinne zur Mundspalte geleitet (Fig. 593). Die Eingangsöffnung (*o*) liegt nach vorn zu, der Ausgang (*r*) führt als Rinne zum Munde (*m*). Durch Anschluss der Klappe wird der größte Theil des Zuganges zur Nasengrube verdeckt. Wenn schon die Anordnung des Riechorgans *vor* dem Munde die functionelle Bedeutung des Organs zur Prüfung des aufzunehmenden Wassers erkennen lässt, so ist in der directen Verbindung mit der Mundspalte eine *Vervollkommnung der Einrichtung* nicht zu verkennen, ein Zustand, welcher jener Prüfung eine Sicherung bringt. Es liegt darin auch der erste Schritt zu einer noch engeren Verbindung, wie sie bei Dipnoern ausgesprochen ist und bei Amphibien sich auszubilden beginnt.

Fig. 594.

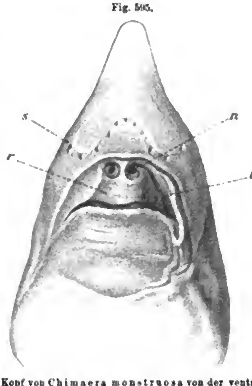


Horizontaler Durchschnitt durch das Riechorgan von **Carcharias glaucus.** *nk* knorpelige Nasenkapsel. *K* Nasenknorpel. *ng* Eingang in die Nasenhöhle. *Co* Bulbus olfactorius. *dm* Dura mater-Auskleidung. *mo* Riechschleimhaut. (Nach v. Miklucho-Maclay.)

Die Nasenkapsel erscheint noch zweifellos als ein Theil des Craniums (Fig. 594 *nk*). Sie trägt auf ihrem Boden die mächtige, verschiedenartige Faltungen zeigende Riechschleimhaut (*mo*), welche zugleich dem Bulbus olfactorius (*Co*) aufsitzt.

In den beiderlei schon bei Haien ausgeprägten Befunden liegen die Anfänge zu allen übrigen Gestaltungen des Riechorgans. Die Separirung vom Munde finden wir bei Ganoiden und Teleostei weitergeführt, während die *Verbindung mit dem Munde* zu höheren Zuständen leitet. Schon bei den Fischen begegnen wir manchen hierher bezüglichen Organisationen. Bei *Holocephalen* sind die tiefer gebetteten Nasengruben dicht neben einander gelagert (Fig. 595 *n*) und werden von einem Hautsaum umzogen, welcher, medial vom Grubenrande beginnend, sich lateral in eine Falte (*l*) verlängert, die in die Unterlippenfalte übergeht. Eine andere Falte umfasst beide Nasengruben von oben her und läuft wieder zum Mundwinkel aus. So erhält der Riechapparat einen engen Anschluss an die Mundöffnung, er bildet eine Art von Vorhof für beiderlei Theile, und wenn das Ganze auch nicht direct von Selachiern sich herleitet, so wird doch für die Function das Gleiche erreicht.

Fig. 595.

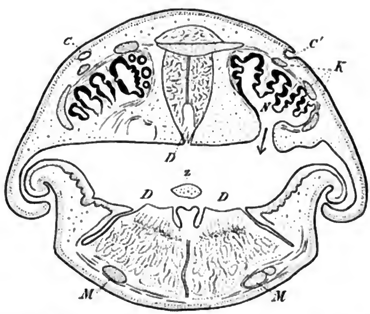


Kopf von **Chimaera monstruosa** von der ventralen Seite. *n* Nasengrube. *r* Oberlippe. *l* Lippenfalte zur Nase, auf der einen Seite emporgehoben, auf der anderen in natürlicher Lage. *s* Hautsinnesorgane.

Im Anschlusse an den Mund bieten die *Dipnoer* eine höhere Stufe des Riechorgans, welches noch durch andere Verhältnisse sich auszeichnet. Die Riechgruben sind zu weiteren Räumen entfaltet, für welche vom Knorpelcranium je eine gitterförmig durchbrochene Kapsel (Fig. 596 *K*) geliefert wird, welche selbständiger wird, als bei den Selachiern. Der Zugang zur Riechgrube ist viel bedeutender als bei Selachiern differenzirt, indem er nicht nur vollständig in *zwei Öffnungen* gesondert ist, sondern auch die eine derselben an der Oberlippe, die andere weiter nach hinten, am Gaumen aufweist. Im Inneren weist die Nasenhöhle — von einer solchen können wir jetzt sprechen — statt zahlreicher kleinerer Schleimhautfalten eine Minderzahl stärkerer auf, welche größtentheils von oben und von der Seite her kommen und durch Längsfalten mit einander verbunden sind (Protopterus, W. N. Parker).

Damit ist eine Anknüpfung an einfachere Verhältnisse der Nasenhöhle als bei Selachiern gegeben, während andererseits durch die völlige Trennung zweier Communicationen jeder Höhle ein größerer Fortschritt in der Sonderung besteht. Die die Oberflächenvergrößerung der Riechschleimhaut darstellenden Falten sind selbst wieder mit Fältchen besetzt und begrenzen Spalten, welche nach hinten zu in blind geschlossene Taschen sich fortsetzen (vergl. in Fig. 596 das linke mit dem rechten Organ). Die Räume nehmen von der medialen nach der lateralen Seite zu ab, und von dem medialen Raume können wieder noch kleinere ausgehen.

Fig. 596.



Querschnitt durch den Vorderkopf von Protopterus annectens. Der Schnitt trifft rechterseits die Choanenmündung der Nasenhöhle *N*, während er linkerseits etwas weiter nach hinten gefallen ist. *D* Zähne. *z* Zungenspitze. *M* Meckel'scher Knorpel des Unterkiefers. *K* durchschnittene Knorpelspangen der Nasenkapsel. *C, C'* Hautsinnescanal.

Was die beiden Mündungen angeht, so ist sicher, dass man sie nicht beide als Choanen bezeichnen darf, wie das bekanntlich geschah. Einer Choane entspricht nur je die hintere, während die vordere, am Lippenrande befindliche der primitiven Öffnung einer Nasengrube entspricht. Ob die innere Öffnung ihren Ausgang von einer Nasenrinne genommen hat, wie sie bei Selachiern besteht und auch bei Holocephalen angedeutet ist, möchte ich, wegen Mangels directer Übergänge, für nicht ganz sicher betrachten.

Die der primitiven Riechgrube entsprechende einfache Mündung, die bei den Dipnoern schon in zwei sich getheilt hatte, bietet dasselbe auch bei *Ganoiden* und

fast allen *Teleostei*. Die bei Selachiern durch klappenartige Hautfalten vorgebildete Sonderung formt jetzt eine continuirliche Brücke über der Riechgrube, und Eingangs- und Ausgangsöffnung sind definitive Einrichtungen geworden. Dabei ist aber die Beziehung zum Munde unterdrückt und es kommt nicht mehr zu einer Nasolabialrinne, welche bedeutungsvoll bei Selachiern bestand. Das Riechorgan gestaltet sich in dieser Unabhängigkeit vom Munde auch in der Lage seiner Öffnungen in eigener Art. Der Eingang liegt nach vorn, der Ausgang mehr oder minder weit, oft sehr bedeutend, nach hinten gerückt. Damit nimmt auch die die Riechschleimhaut bergende Riechgrube verschiedene Formen an. An je einer oder auch an beiderlei Mündungen kann das Integument röhrige Verlängerungen darstellen. Durch all das erhöht sich die Mannigfaltigkeit in der *äußeren Configuration* des Riechorgans bei den Fischen; wie immer es sich aber auch complicirt, so *bietet die integumentale Umgebung der Riechgrube dafür den Ausgangspunkt.*

Manche Besonderheiten ergeben sich in verschiedenen kleineren Abtheilungen. Bei *Polypterus* zeigt sich eine tiefe Einsenkung des Organs in den Knorpel. »Jede Nase besteht aus einem »Labyrinth« von fünf häutigen Gängen, welche parallel um eine Achse stehen, also im Querschnitt einen prismatisch ausgezogenen Stern bilden. Jeder dieser Canäle enthält in seinem Inneren die kiemenartige Faltenbildung« (Joh. Müller). In der Achse des Organs verläuft der Olfactorius und vertheilt sich radiär zu den Falten (Leydig, Histolog. Bemerk. über Polypterus. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. V). Ein Vorraum leitet nach außen zu einem langen röhrenförmigen Zugange, während der Ausgang eine spaltenförmige Fortsetzung des Vorraumes nach hinten gegen das Auge hin vorstellt (Waldschmidt, Anatom. Anz. 1888). Die ganze Einrichtung erscheint als eine Differenzirung des Grundes der Riechgrube, deren äußere Öffnungen mit denen anderer Ganoiden im Einklang stehen.

Bei anderen Fischen kommen Erhebungen des Grundes der Grube zur Ausbildung, wie z. B. bei Belone unter hutpilzartiger Entfaltung der Riechschleimhaut. Die bedeutendste Entfaltung in dieser Richtung kommt bei Lophius vor, wo die konische »Riechpapille« von einem langen, beweglichen Stiele getragen wird. Sehr mannigfaltig sind auch die Riechorgane der gymnodonten Plectognathen, wo u. A. eine Umwandlung der Schleimhaut in lappenartige Fortsätze oder auch in tentakelartige Gebilde besteht (R. Wiedersheim, D. Geruchsorgan der Tetrodonten. Festschr. f. Kölliker. 1887). Über Protopterus s. auch Pincus, op. cit.

In der *feineren Structur* zeigt die Riechmembran der Fische zweierlei Befunde. In dem einen ist sie gleichmäßig, Sinneszellen, welche ein Riechhaar tragen, wechseln mit cilientragenden Stützzellen, in dem anderen sind aus dem Riechepithel größere oder kleinere Abschnitte gebildet, welche schließlich mit den becherförmigen Organen des Integuments etc. übereinstimmen. Die Vertheilung dieser Verhältnisse im Bereiche der Fische trifft sich derart, dass den Selachiern einfachere Verhältnisse zukommen, in so fern das in dem Grunde zwischen den größeren Falten des Riechorgans befindliche Riechepithel, wie es auch die secundären Falten überkleidet, keine becherförmigen Organe erkennen lässt. Unter den Physostomen wurden solche zumeist vermisst. Bei Esociden sollen sie vorkommen. Die Riechschleimhaut wird hier durch in sie eindringende Bindegewebsfortsätze in einzelne Abschnitte getheilt. Auf jenen dazwischen befindlichen Vorsprüngen ist das Epithel von indifferenter Art. Die Bindegewebsvorsprünge sondern das Riechepithel in kleinere grübchenförmige Strecken. Übergänge bestehen bei Clupea. Wir sehen daher in jenem Einzelorgan nicht, wie es geschah (J. Blaue, Untersuchungen über den Bau der

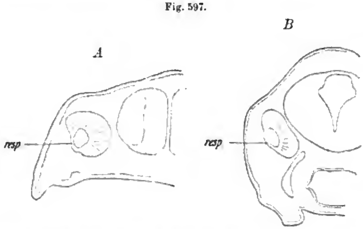
Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien. Archiv für Anatomie. 1884. A. Dogiel, Über den Bau des Geruchsorgans bei Ganoiden, Knochenfischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX), primitive Zustände, vielmehr nur Sonderungen der *gesammten* Riechschleimhaut, die mit den Hautorganen nichts zu thun haben, wie denn auch die Art der Nervenendigung in beiderlei Bildungen eine verschiedene ist. Unter den Anacanthini wurden jene Geruchsknospen bei Ophidium, Lota und Motella vermisst, bei Gadus und Fierasfer gefunden. Ebenso bei Belone und Exocoetus. Vermisst wurden sie ferner bei Stromateus, Syngnathus und Zoarces, bei mehreren Acanthopteren, indess andere wie Trigla, Cottus, Gobius sie besitzen. Aus dieser Verbreitung ist zu ersehen, *dass die sogenannten Endknospen jenen Formen zukommen*, welche als *höhere, d. h. differenzirtere* zu gelten haben. Den niederen Formen fehlen sie, wie den Selachiern und den Physostomen.

§ 261.

Der schon bei Selachiern erlangte engere Anschluss des Riechorgans an das Cranium wird von den Amphibien an nicht bloß bewahrt, sondern erfährt auch eine Weiterbildung, dergestalt, dass wir von nun an einen immer größeren Abschnitt des cranialen Knorpels in seiner Umwandung antreffen und von da aus auch die Gestaltung des Binnenraumes mannigfach durch Vorsprünge beeinflusst sehen. Auch knöcherne Bestandtheile des Kopfskelets gewinnen für das Riechorgan Bedeutung, und das Ganze wird so dem Kopfe vollständig einverleibt.

Einen wesentlichen Antheil an diesem Vorgange nimmt die Weiterführung der schon bei Selachiern im Beginne sich findenden Beziehung der Riechgrube zum Munde. Die bei Dipnoern überbrückte Nasolabialrinne ist unter Tieferrücken der Riechgrube zu einem Gange geworden, welcher von der jetzt in ihren ersten Zuständen cylindrisch erscheinenden *Nasenhöhle* in den Mund führt. Vermittelnde Zustände zur Ausbildung der nur noch beim Embryo rinnenförmig auftretenden, später zum Canal abgeschlossenen Communication sind unbekannt und nur die Dipnoer können hierher zählen, wenn auch die äußere Öffnung, die den primitiven Zugang zur Riechgrube vorstellt, gleichfalls eine Lageveränderung erfuhr. Jene *innere Nasenöffnung* stellt die *primitive Choane* vor (Fig. 598 *B*, *N'*) und liegt an der Grenze von Vomer und Palatinum. Sie wird bei Urodelen von einem Fortsatze der Gaumenschleimhaut lateral und auch vorn bedeckt, welcher die runde Öffnung zu einer lateral ausgezogenen Rinne gestaltet und damit eine *secundäre Choanenbildung* beginnen lässt,

Fig. 597.



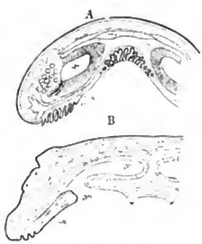
Querschnitte durch den mittleren Theil der Nasenhöhle: *A* von einer Tritonlarve, *B* von einer Froschlarve. *resp* respiratorisches Epithel. (Nach O. Seydel.)

die erst bei Sauropsiden und Säugethieren mächtiger, auch unter Theilnahme des Skelets, sich entfaltet. Dabei erlangt auch die hier noch gegebene primäre Choanenbildung besondere Bedeutung, wie wir weiter unten darlegen werden.

Die Bedeutung der durch die innere Mündung ausgedrückten Neugestaltung liegt in der Beziehung zur Athmung durch Lungen. Die Nasenhöhle ist nicht bloß mehr Riechorgan, *sie dient auch als Luftweg*, indem durch ihre äußere und ihre innere Öffnung die Luft sie durchzieht. Daraus entspringt eine räumliche Scheidung in eine olfactorische und eine respiratorische Strecke, beide verschieden durch die Beschaffenheit der sie überkleidenden Schleimhaut. Das giebt sich schon sehr frühzeitig zu erkennen, indem die mediale Gegend der Nasenhöhle durch mächtiges Epithel ausgezeichnet ist, während lateral ein viel schwächerer Überzug (Fig. 597 *A*, *B*, *resp*) vorkommt. Diese Stelle entspricht der embryonalen Nasenrinne, die aus der Nasolabialrinne der Selachier entstand.

Die knorpelige Nasenkapsel bietet noch einige Selbständigkeit bei manchen Perennibranchiaten, die auch spaltförmige Lücken darin aufweisen (Proteus, Menobranchus) und darin an die Dipnoer erinnern. Bei Caducibranchiaten schließt sie sich inniger an das Knorpelcranium, dem sie entstammt ist. Der Binnenraum wird bei Menobranchus durch bedeutende Falten ausgezeichnet, welche bei anderen flach erscheinen oder verschwunden sind. Eine laterale, wie eine Tasche erscheinende Fortsetzung des Nasenraumes (Fig. 598 *A*, *B*, *n*) beginnt schwach bei Perennibranchiaten, wo der Befund wenig über den oben von Larven dargestellten sich erhebt, und kommt bei allen übrigen Amphibien zu bedeutender Ausbildung. Diese Tasche repräsentirt als *seitlicher Nasengang* (Fig. 598 *n*) größtentheils den respiratorischen Abschnitt, aber mit ihrer Entstehung tritt an diese Ausbuchtung ein Theil des medialen olfactorischen Abschnittes über, und daraus entsteht die Anlage des *Jacobson'schen Organs*, eines dem Riechorgan untergeordneten Sinneswerkzeuges. Es wird gegen den Grund der Tasche oder auch in eine Ausbuchtung derselben verlegt und dient hier der Controlle des Inhaltes der Mundhöhle, da die innere Nasenöffnung sich in der Nähe befindet.

Fig. 598.

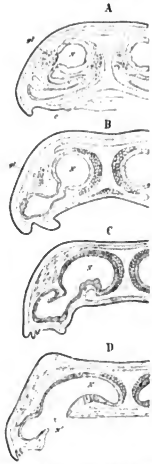


Querschnitte durch den Kopf von Salamandra maculosa. *A* vorn. *B* hinten. *N* Nasenhöhle. *n* laterale Tasche derselben. *N'* Choane. *c* Gaumen.

Eine äußere Einbuchtung des Raumes der Nasenhöhle wird durch den Thränennasengang charakterisirt, und ist bei Caducibranchiaten mehr angedeutet, bei Anuren zu einem Fortsatze gestaltet (Fig. 599 *A*, *B*, *C*), welcher wie eine Klappe an der Grenze zwischen olfactorischem und respiratorischem Theile der Nasenhöhle einragt und, nach vorn zu umfänglicher gestaltet (*A*), den Zusammenhang der beiden Räumlichkeiten als eine Spalte erscheinen lässt. Weiter nach vorn zu buchten sich jene Räume und dazwischen entsteht für die Verbindungsstelle

gleichfalls eine besondere Bucht, wobei die Knorpelwand sich zwischen diese theilweise einander überlagernden Räume als Stütze entfaltet und damit eine mit den viel einfacheren Befunden der Urodelen contrastirende Bildung entstehen lässt. Einen eigenen Weg hat das Riechorgan der *Gymnophionen* eingeschlagen, welches in manchen Punkten den primitiveren Zuständen noch nahe steht. Ein ventraler Längswulst theilt den Hohlraum in einen medialen, olfactorischen, und einen lateralen, respiratorischen Abschnitt, wobei der letztere sowohl mit der Eingangs- als auch mit der Ausgangsöffnung communicirt.

Fig. 599.



Querschnitte durch die Nasenhöhle von Rana temporaria. *A*, *B*, *C*, *D* Theile einer Serie. *gl* äußere Nasendrüsen. Die inneren oder Jacobson'schen Drüsen sind in *A*—*D* medial sichtbar. Andere Bezeichnungen wie in voriger Figur.

Mit der Nasenhöhle der Amphibien stehen *Drüsen* in Verbindung, die sich in *äußere* und *innere* scheiden. Die äußeren münden in den in der Regel wenig ausgeprägten Vorraum, welcher am Eingange der Nasenhöhle besteht (vergl. Fig. 599 *gl*), die inneren, *Jacobson'sche Drüsen*, haben zumeist am Beginne des Jacobson'schen Organs ihre Mündungen und nehmen mehr die mediale Seite des Riechorgans ein.

In der Riechschleimhaut der Amphibien bestehen ähnliche becherförmige Organe oder Endknospen (Blaue), wie sie oben (S. 957) von Fischen angeführt sind. Sie entsprechen Differenzirungen des Epithels und grübchenartigen Einsenkungen. Für sie gilt dasselbe, was für die Fische erwähnt wurde.

Die laterale, sich zum Maxillare erstreckende Tasche ist mit dem Sinus maxillaris der Säuger verglichen worden. Durch Beziehungen zum Jacobson'schen Organ bei Amphibien wird diese Deutung sehr erschwert.

Literatur: G. Born, Über die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. V. P. u. F. Sarasin, Ergebnisse (op. cit.). P. Burckhardt, Untersuch. über Gehirn- u. Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LII. H. H. Bawdon, The nose and Jacobson's Organ. Journal of comp. Neurolog. 1894. O. Seydel, Über die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ bei Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XXIII.

Über Gymnophionen s. Wiedersheim und P. u. F. Sarasin (op. cit.).

Ferner Blaue und Dogiel (op. cit.) bezüglich feinerer Structur.

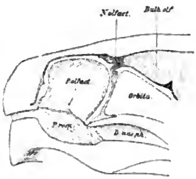
§ 262.

Für die Reptilien sind weitergehende Sonderungen zu verzeichnen, die an das Verhalten bei Amphibien anknüpfbar sind. Die eine besteht in der Ausbildung eines bei Amphibien nur angedeuteten *Vorhofs* der Nasenhöhle (Leydig), welcher mit der fortgeschrittenen Ausbildung des Gesichtstheils des Schädels in causalem Connex steht. Der Vorhof ist bei Ophidiern unansehnlich, bei Eidechsen wird er durch eine Falte vom eigentlichen Nasenraum abgegrenzt, beide sind auch

durch ihre Epithelstructur different. Bei manchen Eidechsen ist er gewunden, wobei seine innere Öffnung weit über dem Boden der Nasenhöhle liegt. Horizontal tritt der Vorraum bei Schildkröten zur Nasenhöhle, während er bei Crocodilen eine verticale Lage mit engem Zugang von außen besitzt und in beiden Abtheilungen einer schärferen Abgrenzung nach innen entbehrt.

Die *Nasenhöhle* selbst ist bedeutender in die Höhe entfaltet als es bei Amphibien der Fall war und lässt die beiden Abschnitte, den olfactorischen und den respiratorischen unterscheiden. Der letztere besitzt eine mehr oder minder seitliche Lage bei Lacertiliern und Schlangen, und zeigt sich besonders bei Eidechsen im Einklang mit der lateralen Ausbuchtung bei Amphibien, die als respiratorische Rinne zum Ausgang führt. Bei den Schildkröten kommt dieser Abschnitt fast unterhalb des olfactorischen zu liegen und aus ihm setzt sich ein ziemlich langer *Ductus nasopharyngeus* nach hinten zu fort (Fig. 600). Hierin besteht eine Weiterbildung der Amphibienbefunde in sehr bedeutender Art. Die verticale Ausdehnung des Raumes der Nasenhöhle legt den Boden der letzteren tiefer und entfernt ihn, der zugleich Dach der Mundhöhle ist, damit von der cranialen Basis, was bei anderen Reptilien gleichfalls, wenn auch minder scharf, hervortritt.

Fig. 600.



Sagittalschnitt durch den Vorderkopf von Testudo, mit Entfernung des Septums. (Nach O. SEYDEL.)

Die bedeutendste Veränderung des Binnenraumes wird durch einen lateralen Vorsprung veranlasst, welcher in seiner Ausbildung eine ansehnliche Vergrößerung der Oberfläche erzielt. Wir bezeichnen ihn als *Muschel* (Concha). Schon bei Amphibien beginnt diese Einrichtung an der lateralen Grenze der olfactorischen und respiratorischen Region und kann bei Einzelnen (Plethodon) recht deutlich werden. Es ist die Örtlichkeit bedeutender Entfaltung der äußeren Nasendrüsen; auch der Ductus naso-lacrymalis nimmt ebenda seine Ausmündung. Bei Schildkröten nur als schwacher Wulst erscheinend erfährt die Muschel bei den anderen Reptilien eine bedeutende Ausbildung. Lacertilier und Schlangen besitzen sie als ansehnlichste Einragung in die Nasenhöhle. Sie trägt immer an ihrer oberen Fläche eine Überkleidung mit Riechschleimhaut, welche von der oberen und medialen Auskleidung her auf sie übergeht, während ihre untere Fläche mehr oder minder der Regio respiratoria zufällt. Sie kann aber auch ganz ihr angehören.

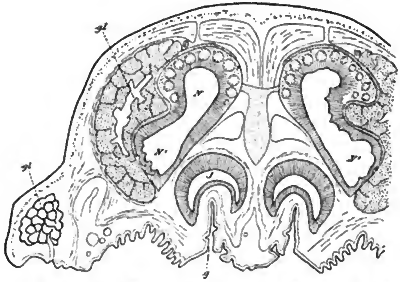
Die Muschel füllt als ein medial gerichteter und mit seinem freien Rand mehr oder minder abwärts gesenkter Wulst (Fig. 602 *C*) einen großen Theil des Nasenraumes aus. Die *Entstehung der Muschel* scheint nicht sowohl vom Skelet, nämlich von der äußeren Wand der knorpeligen Nasenkapsel, sich herzuleiten, als *von dem außerhalb derselben sich entfaltenden Apparat der äußeren Nasendrüse* (*gl*), *durch welche die laterale Wand eingedrängt wird* (Fig. 601). Andeutungsweise besteht das bereits bei Amphibien. Nicht in allen Fällen hat sich jedoch die Einfaltung erhalten,

wobei die Drüsen ins Innere der Muschel zu liegen kommen (Fig. 602), bei Lacertiliern überzogen vom Knorpelblatt der Außenwand, welches beim Fehlen der Drüsen ausschließlich im Dienst der Oberflächenvergrößerung als eine einfache Lamelle verbleibt. Diese kann auch auf Strecken den Zusammenhang mit der lateralen Wand verlieren, indem sie sich frei auslaufend nach hinten zu fortsetzt.

Auch bei *Schlangen* sind noch solche Befunde zu erkennen (Fig. 602).

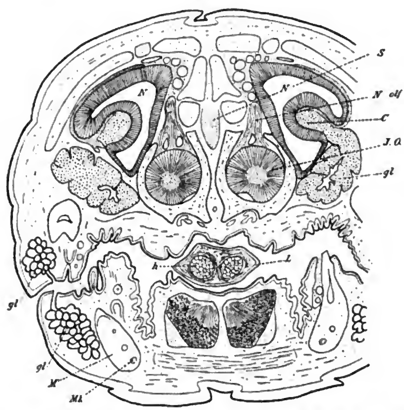
Aus dem die Muschel bergenden Nasenraume setzt sich nach hinten und abwärts die Communication mit der Mundhöhle fort, die *Choanen*. Bei den meisten Lacertiliern liegen sie, in flache Halbrinnen auslaufend und durch den Vomer geschieden, an der Basis cranii mehr oder minder weit vorn (Fig. 605 *A*), am Dache der Mundhöhle, und lassen somit die letztere in Beziehungen zur Nasenhöhle treten, wie das schon bei Amphibien angebahnt war.

Fig. 601.



Querschnitt durch den Kopf von Lacerta. *N*, *N'* Nasenhöhle. *gl* äußere Nasendrüsen und Lippendrüse. *J* Jacobson'sches Organ. *g* Ausführweg.

Fig. 602.



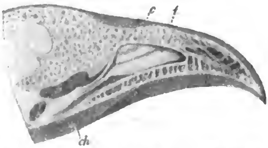
Querschnitt durch den Kopf von Coronella laevis. *N* Nasenhöhle. *C* Muschel. *gl* Drüsen. *J.O* Jacobson'sches Organ. *N.olf* Olfactoriuszweig zu demselben. *L* Zunge. *k* Muskel. *M* Unterkiefer. *Mk* Meckel'scher Knorpel. *S* Septalknorpel.

In Anpassung an den langen Gesichtstheil des Schädels erscheint die Nasenhöhle der *Crocodile* sehr in die Länge gestreckt. Aber auch sonst bestehen in Vergleichung mit Eidechsen und Schlangen große Complicationen. Ein mit dem Vorhof beginnender Canal, an dessen lateraler Wand der Ethmoidalknorpel einen gewölbten, an seinem hinteren Theil eingebuchteten Vorsprung bildet, führt zu einem höheren Raum, welchen seitlich eine Muschelbildung einnimmt. Sie geht als einfache Lamelle von der Wand ab, trennt sich aber auf eine Strecke in *zwei* und umfasst damit eine nach vorn zu erweiterte Buchtung. Darin liegt eine, bei Eidechsen nur zuweilen angedeutete Sonderung, welche erst bei Säugethieren Bedeutung erlangt. Hinter dieser Muschel springt noch ein muschelähnliches Gebilde vor, welches aber einen Sinus umschließt und lateral von der Muschel, und von dieser verdeckt, sich weit nach vorn erstreckt, wo eine complicirte Verbindung mit dem Raum der Nasenhöhle diese ganze Einrichtung als eine von letzterer ausgegangene, in dem Knorpel der Nasenwand entfaltete Nebenhöhle erkennen lässt. Auch für die innere Nasenöffnung besteht eine ansehnliche Ausbildung, indem ein langer, dicht am Vorderende der Muschel beginnender Canal unterhalb der Nasenhöhle sich zur Choane erstreckt, vom Maxillare und Palatinum umschlossen. So kommen die Choanen hier weit nach hinten zu liegen (s. Fig. 240 *B*), und was bei Eidechsen nur als seichte Rinne erscheint, ist zum Canal geworden, der, wenn auch kürzer, auch den Schildkröten zukommt.

Für die Vögel machen sich Beziehungen zu den Eidechsen geltend. Der Vorhof ist selbständiger geworden und wird häufig durch eine Art von Muschel ausgezeichnet, welche außer einer Verbindung mit dem die Nasenöffnung überdeckenden Knorpel noch eine septale Verbindung besitzt, wodurch sie von der echten Nasenmuschel sich sehr wesentlich unterscheidet. Die Einrichtung wehrt dem Eindringen von Fremdkörpern. Die Muschel (Fig. 603 *t*) hat immer einen eingerollten Knorpel zur Grundlage und kann mit diesem sogar mehrfache Windungen vollziehen, durch welche die Nasenhöhle in engere, mit einander communicirende Räume getheilt wird.

Hinter dieser verschiedengradig entfalteten Muschel, die am einfachsten bei Tauben, am ausgebildetsten bei Hühnern, Raubvögeln u. a. sich darstellt, erhebt sich noch ein Vorsprung, wie bei den Crocodilen. Ich unterscheide ihn als *Riechhügel* (Figg. 603, 604 *c*), da auf ihm die hauptsächlichste Verbreitung des Olfactorius stattfindet. Er ist homolog der bei Crocodilen vorhandenen Bildung. Mehr oder minder gewölbt, nimmt er den hintersten, obersten Raum der Nasenhöhle ein, eng an die Muschel grenzend, gegen welche er medial durch eine Furche abgegrenzt ist. Bei den Tauben, deren Muschel sehr unbedeutend ist, zeigt er sich relativ

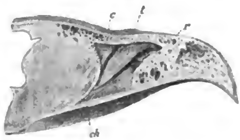
Fig. 603.



Nasenhöhle von Podargus Cuvieri. *c* Riechhügel. *t* Muschel. *ch* Choane.

umfänglich, Andere besitzen ihn nur angedeutet (Passeres). Von der Muschel differirt dieses Gebilde dadurch, dass ihm ein von außen her einspringender Luftsinus zu Grunde liegt. Aus dem die Muschel umschließenden Hauptraum setzt sich der Nasengang jederseits zur Choane fort, eine schmale Spalte, nahe bei der anderen liegend oder auch zu einer einzigen verbunden. Eine meist bis auf das Frontale sich erstreckende Drüse mündet in die Nasenhöhle ein.

Fig. 604.

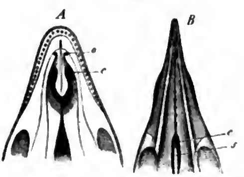


Nasenhöhle von Gypogeranus secretarius. 1/2. r Nasenscheidewand. Andere Bezeichnungen wie in voriger Figur.

Aus Allem ergiebt sich für die *Sauropsiden eine Gemeinsamkeit der Structur des Riechorgans.* Es besitzt eine *einzige Muschel*, die bei Reptilien wenig, mehr bei den Vögeln sich entfaltet und hinter welcher ein schon bei Crocodilen vorhandener Vorsprung, der Riechhügel, sich findet. Auch ein *Vorhof* der Nasenhöhle ist zur Ausbildung gelangt (Lacertilier) und tritt, bedeutender, mit einem muschelähnlichen Gebilde an seiner inneren Grenze versehen bei Vögeln auf.

In der *inneren Mündung* ergeben sich die bedeutendsten Verschiedenheiten. Die Schildkröten, auch noch manche Lacertilier, lassen in den Mündungsverhältnissen von den Amphibien eine wenig weite Entfernung erkennen, während bei Crocodilen und Vögeln die Entfernung vom primitiven Zustand eine größere geworden ist. Bei den Vögeln stellen die Choanen meist enge Spalten vor, in deren Grund das Septum nasi sichtbar wird (Fig. 605 *B*), und darin zeigt sich eine Weiterbildung des Lacertilierbefundes, während die weit nach hinten erfolgte Verlegung der Crocodilchoanen zwar von diesen Verhältnissen ausgegangen sein mag, aber doch als divergenter Zustand (s. § 117) dem der übrigen Sauropsiden sich gegenüberstellt.

Fig. 605.



A Gaumenfläche einer Eidechse (Hemidactylus), *B* eines Vogels (Turdus). *o* Mündung des Jacobson'schen Organs. *c* Choane. *s* Nasenscheidewand.

In dem Verhalten der Nasenhöhle zeigt sich bei *Chamaeleonten* ein einfacherer Befund als bei anderen Reptilien. Es besteht zwar ein lateraler Vorsprung, aber dieser nimmt den *freien Rand* der knorpeligen Nasenwand auf. und darunter erstrecken sich die beiden, auch anderen Lacertiliern zukommenden Ausbuchtungen seitwärts. Die Nasendrüse hat dabei eine höhere Lage.

Wenn wir die *Muschelbildung* mit der äußeren Nasendrüse in phylogenetischen Connex brachten, so ist das nicht in grob mechanischem Sinne zu nehmen, derart, dass die Drüse die Nasenwand gewaltsam eingestülpt hätte. Vielmehr ist es die doch nur sehr successive erfolgte Ausbildung der Drüse, die von einer eben so allmählichen

Einbuchtung der Nasenwand begleitet war, Beides nur in Wachsthumsvorgängen, und damit an den Formelementen der betreffenden Gewebe sich abspielend. Aus dem Processe entstand nach innen wie nach außen ein Vortheil, innen für die Riechmembran zur Vergrößerung und außen für die Drüse. Durch dieses Verhalten ist die Entstehung der Muschel von der Örtlichkeit bestimmt, und es erklärt sich daraus ihr laterales Auftreten und das Fehlen ähnlicher Gebilde am Septum. Wenn hier auch schon bei Amphibien Drüsen sind, so gewinnen sie zunächst keinen bedeutenden Umfang.

Septale Modificationen treten gleichfalls bei Amphibien auf. Die Perennibranchiaten besitzen das Septum von bedeutender Breite, wodurch beide Nasenhöhlen weit aus einander liegen, auch bei anderen Urodelen trennt es jenes sehr ansehnlich, wenn es auch seinen Knorpel durch Drüsen von der Mundhöhle her reducirt zeigt (Salamandrinen). Einander näher gerückt sind die Nasenhöhlen bei Anuren und Gymnophionen, und damit wird der Zustand der Sauropsiden erreicht. Das Septum stellt dann eine verticale Lamelle vor mit knorpeliger Grundlage. Beide Höhlen kommen dadurch zu mehr oder minder gemeinsamer Choanenmündung. In dieser Hinsicht besitzen die Lacertilier sehr primitive Befunde. Jederseits bildet die Mündung eine flach verlaufende Rinne (Fig. 605 *A*), welche, vorn scharf absetzend, damit die Mündung des Jacobson'schen Organs aufnimmt, wodurch an die bei manchen Amphibien (Salamandra) bestehenden Befunde erinnert wird.

C. Gegenbaur, Die Nasenmuscheln der Vögel. Jen. Zeitschr. Bd. VII. B. Solger, Beitr. z. Kenntnis der Nasenwand und der Nasenmuscheln der Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. I. G. Born, Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. Morph. Jahrb. Bd. II. Röse, Über die Nasendrüse u. Gaumendrüsen d. Crocodils. Anat. Anz. VIII. 1893. O. Seydel, Über d. Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Land- und Sumpfschildkröten. Festschr. 1896. Bd. II.

§ 263.

Das Riechorgan der **Säugethiere** muss beim ersten Blick auf seine Räumlichkeit in der Vergleichung mit den niederen Zuständen befremden, aber es sind doch, trotz des Fehlens aller directen Übergangsformen, im Fundament gleiche Verhältnisse aufzufinden, und bei manchem Neuem ergiebt sich auch für dieses Organ eine Solidarität durch die Reihe der Vertebraten. Eine Prüfung des Verhaltens hat die Ausbildung des centralen Apparates zu Grunde zu legen, der bei den Säugern zu beträchtlichem Umfang gelangt ist (vergl. § 208) und damit auch für die peripherischen Bildungen das Gleiche erwarten lässt. *Das Riechorgan ist bei den Säugethieren zum wichtigsten Vermittler des Verkehrs mit der Außenwelt geworden* und zeigt sich bei allen Lebensenergien von leitender Bedeutung.

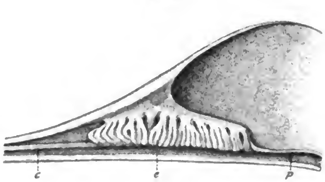
Die *Nasenhöhle* hat ihre auch bei Sauropsiden noch vor dem eigentlichen Cranium befindliche Lage mehr oder minder unter dasselbe ausgedehnt, und wenn dort auch der zu den Choanen führende Gang sich weit nach hinten erstrecken konnte (Crocodile), *so ist allgemein bei den Säugern der Riechapparat selbst unter einen Theil des Bodens der Schädelhöhle gelagert.* Wir theilen den Raum in einen unteren und oberen Abschnitt, davon der erstere, als *Luftweg* dienend, sich direct zu der Choane fortsetzt und auch in die Länge sich entfaltet, während der obere die *olfactorische Region* enthält. Diese nimmt ihre Ausdehnung mehr in die Höhe. Obgleich das äußere Integument sich von den *Nares*, manchmal sehr wenig

verändert, in den Binnenraum erstreckt, kommt es doch nicht zur schärferen Abgrenzung eines *Vorhofs* der Nasenhöhle, wie er einen Theil der Sauropsiden auszeichnete.

Die niederen Zustände, welche das Riechorgan bisher durchlaufen hat, wiederholen sich ontogenetisch bei den Säugethieren. Zu der einfachen Riechgrube kommt bald eine Nasolabialrinne, wie bei Selachiern, die, sich vertiefend, einen Canal mit innerer Mündung entstehen lässt. Diese *primitive Choane* öffnet sich in die Mundhöhle, wie bei Dipnoern, auch manchen Amphibien, indess bei diesen, mehr noch bei Lacertiliern, eine Rinne am Mundhöhlendache die Mündung fortsetzt. Das kommt bei Säugethieren zu lebhaftem Ausdrucke mit dem Auftreten seitlicher Gaumenfortsätze, welche, von vorn nach hinten dem Septum entgegenwachsend, den Boden der Nasenhöhle liefern. In diesem Sinne darf man sagen, dass ein Theil der primitiveren Mundhöhle in die Nasenhöhle übergenommen wird. Da aber der Vomer — paarig bei Amphibien — schon bei diesen an der medialen Begrenzung der primitiven Choane liegt und wieder bei Reptilien und Säugern die Choane hinten abgrenzt, *so ist die Ausbildung der Nasenhöhle bei den Säugern nicht sowohl an eine Vergrößerung des Raumes nach hinten, als an eine solche nach vorn hin geknüpft.* Beachtenswerth ist auch die septale Anlage der Säugethiere, die durch ihre Mächtigkeit wieder an Amphibien erinnert.

Die beiden in dem Raum der eigentlichen Nasenhöhle zu unterscheidenden Abschnitte sind bei den Sauropsiden bereits vorbereitet, wie ja auch bei den Amphibien ein respiratorischer und ein olfactorischer Theil zu unterscheiden war. Die Ausführung dieser Scheidung bietet sich aber in anderer Art bei den Säugethieren. Sehr scharf erscheint sie bei Monotremen. Die Muschel, welche bei Reptilien zur Vergrößerung der Regio olfactoria diente, ist jetzt zur Abgrenzung der beiden Regionen geworden. Sie erscheint zuerst als eine bald gefaltete (Ornithorhynchus), bald doppelt eingerollte Längsleiste vor der Regio olfactoria, und unterhalb dieser Leiste erstreckt sich die respiratorische Region (*c*), von der aus der Luftweg in der Fortsetzung der ersten Strecke zum Pharynx führt.

Fig. 606.



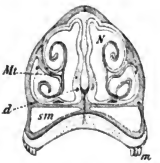
Medianschnitt durch den Schädel von Echidna (das Gehirn ist entfernt). *c* Muschel. *e* Riechwülste. *p* Fortsetzung der Nasenhöhle zum Pharynx.

In der Riechgegend sind die einfachen Vortreibungen der lateralen Nasenhöhlenwand bei Sauropsiden durch verticale Wulstungen vertreten, welche theilweise verzweigt sind. Sie mögen auf Fig. 606 ersehen werden. Dass sie in diesem Zustand für die Riechschleimhaut eine bedeutende Oberflächenvergrößerung darstellen, tritt klar hervor.

Die *Muschel* ist ein wohl schon von den Amphibien herstammendes Erb-

stück, welches den vorderen Theil des unteren Raumes der Nasenhöhle einnimmt (Fig. 607). Sie geht von der Oberkieferregion aus, ihr Skelet ist *Maxilloturbinale* benannt. Sie zeigt sich in mannigfacher Art der Oberflächenvergrößerung schon bei den Monotremen, bald gefaltet (Ornithorhynchus), bald doppelt gewunden (Echidna), und diese Zustände kommen in vielfachen Variationen und meist reicheren Bildungen auch den höheren Abtheilungen zu. Nach dem Verluste seiner ursprünglich olfactorischen Bedeutung, unter deren Einfluss es sich ausbildete, geht das Maxilloturbinale in eine andere Function über und dient zur Vertheilung des ein- oder ausgeathmeten Luftstroms. Die einfacheren Befunde herrschen im Allgemeinen bei Pflanzenfressern vor. So sehen wir die in zwei Blätter getheilte Muschel mit diesen auf- und abwärts gerollt (Fig. 607 *Mt*), oder es ist nur eine einfach gerollte Lamelle vorhanden. Viel complicirter gestaltet sich eine reichere Verzweigung, wie sie bei Fleischfressern besteht und ein Labyrinth von engen, unter einander communicirenden Spalträumen darstellt.

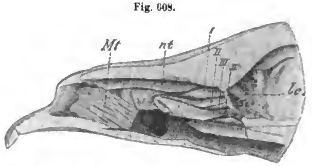
Fig. 607.



Querschnitt durch den vorderen Theil der Nasenhöhle vom Rind. *N* Nasenhöhlenraum. *Mt* Maxilloturbinale. *d* Drüse. *sm* Sinus maxillaris. *m* Molarzahn. (Nach Franck.)

Die functionelle Änderung ist aber in der Hauptsache an die Ausbildung des Riechapparats geknüpft. Im oberen Nasenraum erheben sich von der Siebplatte des Ethmoids an der lateralen Wand verlaufende Falten, die *Riechwülste* (Schwalbe), in mehr oder minder divergenter Anordnung, bald in eine Reihe (bei Ornithorhynchus), bald in mehrere sich mehr oder minder deckende Reihen gelegt. Einer dieser Wülste zieht sich längs des Nasale hin und kann sich bis über das Maxilloturbinale erstrecken. Er wird als *Nasoturbinale* (*nt*) von den anderen unterschieden, welche von vorn nach hinten an Ausdehnung abzunehmen pflegen und meist zu vieren bestehen, wenn man von ihrem Beginn am Ethmoid den Ausgang nimmt (vergl. Figg. 608, 609). Die Betrachtung der hier in der Nasenhöhle zur Entfaltung gekommenen Oberflächen, auch an den nicht bloß median sichtbar werdenden Strecken, lässt die Wichtigkeit der Ausdehnung der Regio olfactoria, und damit die hohe Bedeutung verstehen, welche das Riechorgan bei den Säugethieren gewonnen hat. Diese Bedeutung der Riechwülste giebt sich auch an ihrer Ausdehnung gegen die Basis cranii zu erkennen, an der nicht bloß die Riechplatte (Lamina cribrosa) des Ethmoid dünner ist (Fig. 608), sondern auch der Körper des Sphenoidale zur Vergrößerung der Nasenhöhle beiträgt,

Fig. 608.

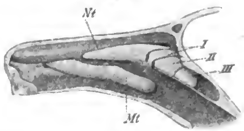


Rechte Hälfte des Craniums von Canis familiaris, vorderer Medianschnitt. *Mt* Maxilloturbinale. *nt* Nasoturbinale. *I—IV* Riechwülste. *lc* Lamina cribrosa des Ethmoid.

indem ein in ihm entfalteter Hohlraum der Aufnahme von Riechwülsten dient. Ein Sinus sphenoidalis bildet dann einen Theil der Nasenhöhle und nimmt fortgesetzte Riechwülste auf (Fig. 609). In ähnlicher Weise zeigt sich die Einwirkung der Riechwülste auch in der Stirnregion. Auch in dieser Richtung ergeben sich Ausdehnungen des Raumes der Nasenhöhle, und ein Sinus frontalis kann wiederum Riechwülste oder Theile von solchen beherbergen.

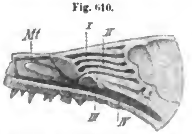
Solche Zustände ergeben sich in mannigfacher Art in den einzelnen Säugethierordnungen, verbunden mit vielerlei Variationen der Riechwülste selbst, von welchen in Fig. 610 eine der extremen Formen dargestellt ist. Während wir den dabei sich ergebenden Einzelheiten hier keine besondere Vorführung bieten können, erfordert eine andere Erscheinung eine Beachtung. Sie betrifft die Rückbildung des Organs. Der großen Mehrzahl mit ausgebildetem Riechorgan versehener Säugethiere, welche man als *osmotische* bezeichnet, stellen sich die *anosmotischen* gegenüber, nur wenige Abtheilungen, bei welchen jenes Organ der Verkümmerung unterlag. Am vollständigsten hat diese bei den *Cetaceen* Platz gegriffen, und der Raum der Nasenhöhle ist in einen zwar noch weiten, aber aller Oberflächenvergrößerung entbehrenden Canal umgewandelt, welcher ausschließlich als Luftweg dient. Diese vom Riechorgan erst bei den Amphibien erworbene Function ist hier die einzige geblieben, und mit dieser Wandlung sind zugleich am Cranium mancherlei Umgestaltungen erfolgt, von denen das Wesentliche bereits beim Skelet Erwähnung gefunden hat. Auch der weiche Gaumen und der Pharynx ergeben manche der Exclusivität jener Function angepasste Einrichtungen, sowie auch das Fehlen des nervösen Theils des Riechapparates den neuen Verhältnissen entspricht. Die Gesammtheit dieser Befunde führt gewiss ihren Ursprung auf die Änderung des Aufenthalts, auf die Lebensweise im Wasser zurück, aber vermittelnde Zustände sind uns nicht erhalten, und selbst bei den Pinnipediern bestehen keine Hinweise dazu.

Fig. 609.



Nasenhöhle von Lemur catta. Nt Nasoturbinale. Andere Bezeichnungen wie in Fig. 608. (Nach O. Seydel.)

Fig. 610.

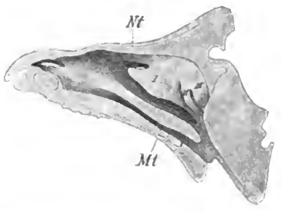


Nasenhöhle eines Chiropteren (Epomophorus gambianus). Bezeichnungen wie in Fig. 608. (Nach H. Allen.)

Ganz ohne Zusammenhang mit dieser vollständigen Reduction erscheinen die Zustände bei den *Primaten*, die als *hemianosmotische* sich darstellen. Schon bei Prosimiern walten einfachere Bildungen an allen diesen Theilen, allein es besteht noch dieselbe Anordnung (Fig. 609). Diese ist bei Primaten geändert und die Riechwülste besitzen nicht mehr die vom Ethmoid ausgehende, fast radiäre Disposition, sondern sie convergiren mit ihrem freien Rande mehr oder minder stark nach der Choane zu. Dadurch kommen sie in eine ähnliche Anordnung wie das immer

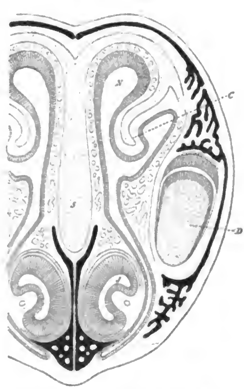
einfache, mit seinem freien Rand eingerollte Maxilloturbinale (Fig. 611 *Mt*), mit dem man sie zusammen beim Menschen als *Nasenmuscheln* zu bezeichnen pflegt. Der erste Riechwulst (*I*) ist immer der bedeutendste, der zweite (*II*) viel kleiner, und ebenso ein dritter (*III*), welcher übrigens auch noch beim Menschen als Rudiment sich findet und durch sein häufiges Fehlen seinen Untergang documentirt. Die Änderung in der Richtung dieser Wülste ist auf die Reduction beziehbar, indem, namentlich am zweiten und dritten, nur der proximale Theil des Wulstes zur Entfaltung kommt, von dem aus keine weitere, längs der Seitenwand der Nasenhöhle sich erstreckende Ausbildung zu Stande kommt. Auch das Nasoturbinale hat seine Bedeutung eingebüßt, kommt zwar schwach noch bei Affen vor (Fig. 611 *Nt*), ist aber beim Menschen höchstens in einer leichten Wulstung zu erkennen (SCHWALBE). Die in dieser Reduction der peripherischen Oberflächen der Nasenhöhle gegebene Verkümmerung des Riechapparats gelangt noch zu weiterem Ausdruck, indem auch der erste Riechwulst — die sogenannte mittlere Muschel des Menschen — nicht mehr völlig zur Regio olfactoria gehört, so dass diese beim Menschen in jeder Nasenhöhle auf die Bekleidung einer schmalen Spalte beschränkt wird (*Rima olfactoria*). Wie weit bei Affen dieser vorzüglich in der feineren Structur der Schleimhaut sich aussprechende Vorgang gediehen ist, bleibt zu ermitteln. Wenn auch die Reduction der Oberfläche am meisten lateral sich aussprechen muss, da hier die Wülste bestehen, so ist doch meist, wenigstens in der Schleimhautstructur, der Rückzug des olfactorischen Apparats auch medial ausgedrückt, indem darin nur eine der lateralen Riechfläche an Umfang entsprechende Strecke im primitiven Verhalten bleibt. Die Minderung des von dem Riechapparat eingenommenen

Fig. 611.



Nasenhöhle von Cynocephalus Maimon. Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren. (Nach O. SEYDEL.)

Fig. 612.



Querschnitt durch die Schnauze von Mus musculus juv. *N* Nasenhöhle. *C* Maxilloturbinale. *S* Septalknorpel. *J* Jacobson'sches Organ. *D* Nagezahn. Knochen schwarz.

Raumes der Nasencavität lässt die bei den osmotischen Mammaliern von Riechwülsten eingenommenen Räume frei. Sie gehen aber damit noch nicht zu Grunde, indem das mit ihrer Entstehung geschwundene Skeletmaterial etwa wieder ersetzt wird, sondern sie finden nur einen theilweisen Abschluss gegen den Hauptraum und stellen »Nebenhöhlen« der Nase vor. Hierher gehört vorzüglich der Sinus sphenoidalis und der S. frontalis, deren Vorhandensein auf die einstmalige Ausbildung der Riechwülste verweist.

Durch alle diese Bildungen gestaltet sich die Nasenhöhle der Säugethiere zu einer recht complicirten Räumlichkeit. Sie wird ferner noch beeinflusst durch das Jacobson'sche Organ, zu dessen Seiten bei bedeutenderem Volum des Organs sie sich herab erstreckt (vergl. Fig. 612). Bei einer Reduction des Organs verbreitert sich der Boden der Nasenhöhle.

Außer kleinen, in der Schleimhaut verbreiteten *Drüsen* kommt vielen Säugethieren noch eine bedeutende, an der lateralen Wand der Nasenhöhle lagernde Drüse zu, deren Ausführgang am Vorderende des Maxillotnrbinale ausmündet. Sie ist ziemlich ansehnlich bei manchen Beutlern, Nagern, Ungulaten, Carnivoren, Chiropteren.

Der gesammte, von der lateralen Wand des Nasenraumes sich entfaltende *Stützapparat*, welchen die Schleimhaut überkleidet, nimmt seine Entstehung vom Knorpel der dem Primordialcranium zugehörigen primitiven Nasenkapsel. Mit dem Auftreten von knöchernen Theilen, welche als den Knorpel zuerst deckende Platten erscheinen (perichondrale Ossification) und als mehr oder minder selbständige Knochen sich erhalten können, geht der Knorpel zu Grnnde, nnd jene Knochen können dann auch Concrescenzen mit Gesichtsknochen eingehen, so dass sie wie Fortsatzbildungen von diesen erscheinen. Der freie Rand der knorpeligen Nasenkapsel biegt in die Anlage des Maxillotnrbinale um. Auch am Septum entstehen Ossificationen, von welchen der *Vomer* discret sich erhält, wie er ja ursprünglich einen der Nasenhöhle völlig fremden Skelettheil vorstellt und dem Dache der Mnndhöhle angehört. Er bezeugt das Aufgehen eines Theiles der primitiven Mundhöhle in die Nasenhöhle, welchen Process wir bei Amphibien und Reptilien in einzelnen Stadien sehen und bei Säugern noch ontogenetisch antreffen. Am allgemeinsten bleibt Knorpel am vorderen Theile des Septum nasi erhalten.

Der *äußeren Nase* kommen in den Cartilagines alares selbständige Knorpel zu, welche in mannigfaltigen Befunden sich darstellen. Sie werden als Differenzirungen aus der primitiven Nasenkapsel zu betrachten sein, wie solche schon bei Selachiern selbständig werden. Auch das knorpelige Septnm kann mit lateraler Fortsatzbildung sich an der äußeren Nase betheiligen. Dem Skelet ist auch Muskulatur zugetheilt, die der mimischen Gesichtsmuskulatnr angehört. *Durch ihre Lage an der Oberfläche ergeben sich mancherlei Beziehungen zur Außenwelt, woraus zahlreiche Differenzirungen entsprangen*, an denen sowohl das Integument, als auch die Muskulatur, in Fällen auch das Skelet betheiligt ist. Durch Verlängerung des die äußeren Nasenöffnungen tragenden Gesichtstheiles entsteht die *Rüsselbildung*, welche durch Sonderung jener Muskulatur zu einem complicirten Apparate werden kann, wie beim Elephanten, während in anderen Abtheilungen bei einzelnen Gattungen minder entfaltete Rüsselgebilde bestehen (Sus, Tapirus, Talpa etc.). Manche andere Specialisirung muss hier übergangen werden.

In der *Schleimhaut* bietet der olfactorische Abschnitt zwischen indifferenten Stützzellen vertheilte *Riechzellen*, sehr schlanke Formelemente, welche die Endigungen der Riechnerven sind, indem diese in sie direct sich fortsetzen und nicht in intercelluläre Endigungen übergehen. Darin bietet das Riechorgan eine Besonderheit, *die es vor den aus dem Integument entstandenen Sinnesorganen auszeichnet* (vergl. oben S 854) und für seine viel primitivere Bildung ein Zeugnis ablegt. Durch dieses Verhalten erfährt somit die Vorstellung eine Zurückweisung, welche den Anfbau der Riechmembran aus Hautsinnesorganen, Endknospen u. dergl. statuirt. Von der Ausdehnung dieses Riechbezirkes hängt die Complication des ganzen Organs ab, die Steigerung seiner Leistungen, deren Abnahme an die Reduction der percipirenden Fläche geknüpft ist. — Aus der Schleimhaut ist auch ein Drüsenapparat hervorgegangen, welcher wieder mancherlei Differenzirungen entstehen lässt.

Von den *Nebenhöhlen* der Nase ist der *Sinus maxillaris* ohne Beziehung zu den Riechwülsten, muss daher anders als andere Sinusse beurtheilt werden. Er zeigt sehr mannigfache Befunde und kommt manchen nur in Andeutung zu (Nager, Edentaten). Dagegen sind die Sinus ethmoidales auf die Reduction der Riechwülste zurückzuführen.

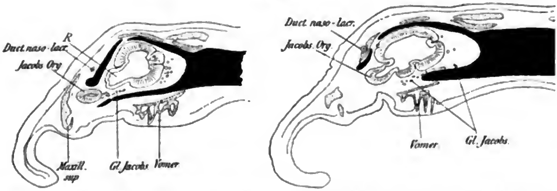
Zuckerkandl, Das periphere Geruchsorgan der Säugethiere. Stuttgart 1887. Schwalbe, Über d. Nasenmuscheln d. Säugethiere und des Menschen. Sitzungsber. d. phys.-soc. Ges. z. Königsberg. 1882. v. Mihálkovics, Anat. u. Entw. der Nase und ihrer Nebenhöhlen. in Heymann's Handb. d. Laryngologie u. Rhinologie. Wien 1896. Schiefferdecker, Histologie d. Schleimhaut d. Nase u. ihrer Nebenhöhlen. Ibidem. Seydel, Über d. Nasenhöhlen d. höheren Säugeth. u. d. Menschen. Morph. Jahrb. Bd. XVII.

Das Jacobson'sche Organ.

§ 264.

Bei den Amphibien ward des Jacobson'schen Organs gedacht, welches einen von der Nasenhöhle gesonderten, vom Olfactorius innervirten Sinnesapparat vorstellt. Man hat ein solches Gebilde manchmal schon bei Fischen erkennen wollen; in Wirklichkeit tritt es erst bei *Amphibien* auf, fehlt hier sogar noch bei

Fig 613.

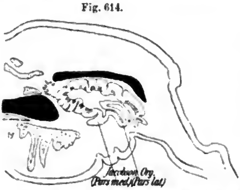


Querschnitte durch Nasenhöhle und Jacobson'sches Organ von Siredon pisciformis. (Nach O. Seydel.)

Proteus und Menobranchus, wobei wahrscheinlich wird, dass es hier nicht etwa verloren ging, denn es besteht auch ontogenetisch in keiner Andeutung (O. Seydel). Seine Erscheinung knüpft an die Einmündung der Nasencavität in die Mundhöhle, wobei der Inhalt der letzteren einer Prüfung durch Vermittlung des Athmungs-

stromes unterzogen wird. Die bei Anderen geringe Ausbildung (Siren) dieses accessorischen Organs lässt sein erstes Auftreten unter den Amphibien erschließen, bei welchen bereits in der Larvenperiode seine Function begann. Im Einzelverhalten ergeben sich zwar manche divergente Befunde, allein die Sonderung aus dem unteren medialen Rand der Riechschleimhaut bleibt gemeinsam, und hier kann es sogar den directen Zusammenhang mit der letzteren behalten (Triton). Die Ausbuchtung der Nasenhöhle, unter welcher Form das Jacobson'sche Organ (Fig. 613) zuerst sich darstellt, kann mit ihrem blinden Ende sich nach vorn erstrecken, oder das Organ nimmt den Grund des respiratorischen Abschnitts (seitlicher Nasengang) ein (Salamandrinen), woran sich auch die bei Anuren bestehenden Zustände knüpfen (Rana). Zur lateralen Ausbuchtung, welche das Organ bei Siredon vorstellt, kommt noch eine mediale (Siren), die eine mindere Ausdehnung in der Längsrichtung des Kopfes besitzt (Fig. 614). Auch bei den Gymnophionen bildet die Anlage ein von der Nasenhöhle sich sonderndes Organ, welches unterhalb des respiratorischen Abschnittes der ersteren seine Lage empfängt (Fig. 615), aber es ist dabei viel selbständiger als bei den übrigen Amphibien und steht dadurch auf einer höheren Stufe, welche noch vollkommener in höheren Abtheilungen erreicht wird. *In fast allen Fällen behält das Jacobson'sche Organ seine Communication mit der Nasenhöhle* und zeigt damit seine Abstammung an.

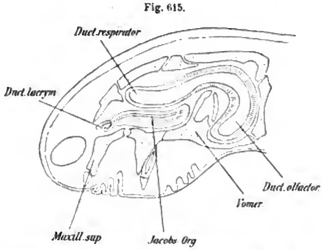
Fig. 614.



Querschnitt durch Nasenhöhle und Jacobson'sches Organ von **Siren lacertina**. (Nach O. SEYDEL.)

Im Ganzen walten bei den Amphibien für das Organ sehr verschiedene Zustände, wie an der Nasenhöhle selbst, und es kommt dadurch eine Divergenz zum Ausdruck, welche die lebenden Glieder dieser Abtheilung auch in niederen Organisationsverhältnissen bekunden.

Fig. 615.



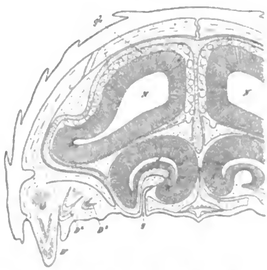
Querschnitt durch Nasenhöhle und Jacobson'sches Organ von **Ichthyophis**. (Nach P. u. F. SARASIN.)

Unter den *Reptilien* schließen sich die Schildkröten durch den Verbleib des Jacobson'schen Organs innerhalb der Nasenhöhle an, und es kommt weder zu einer Sonderung von derselben, noch zu selbständigen Beziehungen zur Mundhöhle. Im einfachsten Zustand stellt es an der medialen Wand der Nasenhöhle eine Differenzirung einer Schleimhautstrecke vor (Testudo). Diese dehnt sich abwärts und

zerfällt, in weiterer Ausbildung die Pars respiratoria ergreifend, in mehrere Abschnitte, so dass es auch an die laterale Wand der letzteren sich erstreckt (Emys).

In diesem Verhalten contrastirt das Organ bedeutend mit jenem der Lacertilier und der Schlangen, bei welchen es von der Nasenhöhle sich abschnürt. Es liegt dann beiderseits am Ende des Septum nasi, welches mit seinem Knorpel meist nur wenig zwischen die beiderseitigen, einander benachbarten Organe vordrängt (Fig. 616). So stellt es ein fast cylindrisches Gebilde vor, einen epithelialen Schlauch, dessen eine Wand, die untere, in eine obere äußere eingestülpt erscheint, welche vom Sinnesepithel dargestellt wird. Aus dem gekrümmten Lumen des Schlauches setzt sich ein Ausführgang gegen den Gaumen fort und kommt hier getrennt vom anderseitigen zur Mündung, während er diese bei Amphibien noch mit der Choane im Zusammenhange zeigt. Es haben sich aber jene Zustände doch nicht bedeutend weit von den letzteren entfernt, denn wir sehen die Wandungen bei Lacertiliern am Beginn der Choanenspalte liegen (vergl. Fig. 605 *A*). In Anbetracht der selbständigen Mündung kann man sagen, dass das Organ sich aus der Nasenhöhle gesondert hat, wenn es auch seine Innervation aus dem Olfactorius beibehält. Diese ist in Fig. 602 von einer Schlange dargestellt, wo zu dem Organ, dessen blinder Grund dem Schnitte nicht fern liegt, mächtige Nervenzüge an der Nasenscheidewand sich herab erstrecken.

Fig. 616.



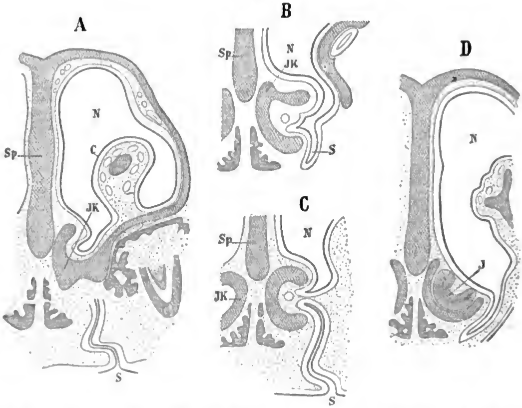
Querschnitt durch den Vordertheil des Kopfes von Anguis fragilis. *N* Nasenhöhle. *J* Jacobson'sches Organ. D^1, D^2, D^3 Zahngenerationen. *gl* Drüsen. *y* Ausführgang.

Diese vollständige Sonderung des Jacobson'schen Organs bringt die genannten Reptilien in Gegensatz zu den Schildkröten, bei denen die Verbindung mit der Nasenhöhle eine vollständige war. Die Differenz in der Ausmündung darf darin gesucht werden, dass die bei Amphibien vorhandene Stelle unter Gewinnung der Gaumenoberfläche verblieb, während die Nasenhöhle, resp. deren innere Mündung, sich weiter nach hinten erstreckt hat. Bei *Crocodilen* ward nur ein Rudiment des Organs wahrgenommen, welches wieder verschwindet (Röse). Den *Vögeln* ist das Organ verloren gegangen.

Dagegen treffen wir es bei *Säugethieren* in fast allgemeiner Verbreitung. Es hat seine Lage, ähnlich wie bei Lacertiliern, am Boden der Nasenhöhle zur Seite des Septums. Dabei ist auch die Gestalt eine ähnliche, aber die Concavität ist mehr lateral (Fig. 618) oder sogar auch aufwärts gerichtet (Fig. 617 *D*, *J*). Der Nasenraum erstreckt sich seitlich am Organ herab, und hier ergeben sich nähere

Beziehungen zum Organ, indem *derselbe auch in den Ausführgang des Organs übergeht.* Man vergleiche zum Verständnis dieses Verhaltens die in Fig. 617 *A*, *B*, *C* dargestellten Schnitte einer Serie, wobei *S* den Ausführgang vorstellt. Die Nasenhöhle scheint hier vermittels des Jacobson'schen Organs einen neuen Ausweg gewonnen zu haben, der an seiner Endstrecke den *Canalis incisivus* durchsetzt. Die

Fig. 617.



Querschnitte durch die Schnauze eines Beuteljungen von Didelphys. *N* Nasenhöhle. *Sp* Septum nasi. *C* Maxilloturbinale. *J* Jacobson'sches Organ. *JK* Knorpel desselben. *S* Ausführgang (Stenson'scher Gang). Alle Knorpeltheile sind dunkel punktirt, Knochen schraffirt.

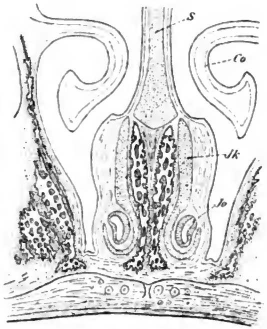
Vergleichung mit Amphibienbefunden ergiebt jedoch, *dass die zum Canal ausgebildete Mündung des Organs nur die ursprüngliche Stelle bewahrt hat*, dass also nichts absolut Neues vorliegt. *Das Jacobson'sche Organ, eine Differenzirung der Nasenhöhle, hat sich von letzterer geschieden und seine alte Ausmündung beibehalten, welche ursprünglich zugleich die der Nasenhöhle war.* Mit dieser Scheidung kommt die Nasenhöhle zu ihrer besonderen Mündung an den Choanen, und diese erwirbt sie sich mit der bei Amphibien beginnenden, bei Sauropsiden fortgesetzten Ausdehnung scheinbar nach hinten, woran Umgestaltungen des Craniums anknüpfen.

In anderen Säugethierabtheilungen bestehen manche Besonderheiten. Bedeutend ausgebildet ist das Organ sammt seinem als *Stenson'schen Gang* benanntem Ausführgang bei Ungulaten, auch bei Nagern. Der Gang entspricht dem *Canalis incisivus s. naso-palatinus.*

An der Zusammensetzung des Jacobson'schen Organs ist auch der Knorpel der Nasenwand betheiligt, welcher es umschließt. Wie dieser Knorpel sich näher

verhält lehrt das in Fig. 617 gegebene Beispiel, wobei zugleich seine Continuität mit der lateralen Nasenwand demonstrirt wird. Der Jacobson'sche Knorpel (Fig. 618 *Jk*) bildet immer einen medialen Abschluss für das Organ und erstreckt sich gegen das Ende der knorpeligen Nasenscheidewand, so dass er auch am Septum nasi Theil nimmt (Fig. 618). In dieser Beziehung ward er als *Cart. paraseptalis* bezeichnet (O. Seydel). Der Knorpel erhält sich auch, wenigstens einige Zeit, wenn das Organ der Reduction verfiel, wie dieses bei Primaten der Fall ist. Auch beim Menschen bezeugt noch die Anlage (Fleischer) des Organs, sowie Reste in späteren Zuständen, dass den Vorfahren ein ausgebildetes Organ zukam. Es ist in allen Abtheilungen der Säuger verbreitet, wenn auch oftmals unansehnlich oder rudimentär, letzteres auch bei Cetaceen (M. Weber). Von dem Drüsenapparat der Nase kommt auch dem Jacobson'schen Organ ein Theil zu.

Fig. 618.



Querschnitt durch den vorderen Theil der Nase von Felis catus (juv.). *S* Septum. *Jo* Jacobson'sches Organ. *Jk* Knorpel desselben. *Co* Maxilloturbinale.

Wenn nun auch bei den höheren Säugethieren der Jacobson'sche Knorpel in selbständiger Genese angegeben wird, so liegt hier doch nur eine Cänogenese vor, und es kommt der Zusammenhang mit der lateralen Knorpelwand der äußeren Nase nicht mehr zum ontogenetischen Ausdruck.

Für das Verständnis der *Ausmündung* des Organs sind die *Gymnophionen* unter den Amphibien in so fern von Bedeutung, als hier das von der Nasenhöhle abgeschnürte Organ bereits eine selbständige Ausmündung am Gaumen erhalten hat. Der weite Weg, welcher von hier an zu den Säugethieren führt, wird durch die Ausbildung der Nasenhöhle bezeichnet, wie sie aus Umgestaltungen der letztere begrenzenden Skelettheile entspringt. Diese bedingen auch Veränderungen an der Mündung am Gaumen. Bei Amphibien bezeichnet der Vomer die mediale Begrenzung der primitiven Choane, in deren Nähe auch das Jacobson'sche Organ sich öffnet. Auch bei Lacertiliern ist diese Beziehung für letzteres noch vorhanden. Indem dann bei Säugethieren der Vomer nicht mehr zu dem hier durch Praemaxillare und Maxillare gebildeten harten Gaumen tritt, gelangen diese Knochen in die Umgebungen jener Mündestelle. Aber der Vomer hat dabei noch nicht seine Beziehung zum Jacobson'schen Organ verloren, denn sein vorderer Theil stößt im Septum nasale an den sich abwärts begebenden Canal. Da der Vomer mit seinem hinteren Theile die Choanen begrenzt, wird in der Vergrößerung der Nasenhöhle weniger ein Zuwachs von Seite dem Riechorgan *fremder*, neuer Regionen, als eine Ausbildung einer bei Amphibien unbedeutenden Stelle der Schädelbasis zu einem ansehnlichen, der Nasenhöhle angeschlossenen Raume zu sehen sein, wie das bereits oben bemerkt ward.

Nasenhöhle, Jacobson'sches Organ und Stenson'sche Gänge bilden somit zusammengehörige Theile, die beiden letzteren aus der ersteren hervorgegangen. Bei Amphibien mehr oder minder indifferent, differenzirt bei Säugethieren. Der *Stenson'sche Gang*, durch seine Verbindung sowohl mit der Nasenhöhle als auch dem Jacobson'schen Organ, demonstrirt noch primitive, bei Amphibien bestehende Zustände, *indem seine Mündung den primitiven Choanenmündungen der Amphibien* entspricht. Diese hat sich erhalten, weil sie zu einem wichtigen Organ führt, dessen Dienst für die Mundhöhle, resp. für das zu prüfende Futter die vordere Gaumenpartie als günstige Mündestelle bewahrt hat, während für die innere Mündung der Nasenhöhle selbst ganz neue, aus den respiratorischen Beziehungen entsprungene Verhältnisse geschaffen wurden.

Diesem Verhalten entsprang zugleich der die Säuger auszeichnende *Canalis incisivus*, dessen Existenz nur aus jenem Entwickelungsgange begriffen werden kann, wie er bei Amphibien beginnt, wo die Salamandrinen bereits die Vorbildung der Mündung des Jacobson'schen Organs in der primitiven Choane zeigen und die secundäre Choane in einer von der Gaumenleiste begrenzten Spalte sich darstellt.

Wie das Jacobson'sche Organ ursprünglich der Riechschleimhaut angehört, aus der es sich sondert, so wird es auch vom Olfactorius versorgt, wobei ein Theil desselben sich zu einem besonderen Ast ausbilden kann. Auch vom Trigeminus wird es innervirt, wie ja auch die Nasenhöhle selbst von diesem Nerven Zweige empfängt. Es liegt somit in diesen Innervationsverhältnissen nichts Besonderes vor.

Über das Jacobson'sche Organ s. REIFSTECK, Disquisit. anat. de struct. organi olf. Mammalian nonulle. Diss. Tub. 1829. P. HERZFELD, Über das Jacobson'sche Organ des Menschen und der Säugethiere. Zool. Jahrb. Bd. III. J. SLUITER, Das Jacobson'sche Organ von Crocodilus porosus. Anat. Anz. VII. K. BROOM, The Organ of Jacobson in Monotremata. Journal of Anat. and Phys. Vol. XXX. Ferner die bei der Nasenhöhle citirten Schriften, vorzüglich O. SEYDEL.

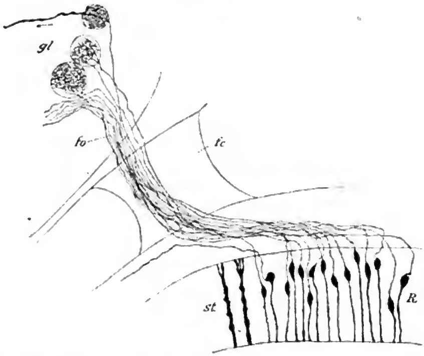
§ 265.

Wie das Auge erweist sich auch das Riechorgan als mit dem Gehirn in directem Zusammenhang und nicht als eine Sonderung aus indifferenten Hautsinnesorganen entstanden. In der feineren Structur aller hierher gehörigen Organe ist der Gegensatz zu Anderem ausgedrückt; die histologischen Endorgane der Riechnerven sind die Riechzellen, mit denen der Nerv in basalem Zusammenhang steht (Fig. 619). Wenn auch an diesen Formelementen eine terminale Differenzirung vorhanden ist, so kommt doch im Ganzen der epitheliale Charakter zur Ausprägung, und das Wesen der Einrichtung beruht auf dem Zusammenhang des Epithels mit Centralgebilden des Nervensystems. Auch durch die Besonderheiten der in den *Fila olfactoria* verlaufenden Nervenbahnen unterscheidet sich das Riechorgan von anderen Sinnesorganen, worüber die bezüglichen Beschreibungen in den betreffenden Arbeiten nachzusehen sind.

Aus dieser Beschaffenheit erwächst ein triftiger Grund für die *separate Stellung* des Organs auch in genetischer Hinsicht und für die Zurückweisung der Meinung, es läge hier eine aus Hautsinnesorganen entstandene Bildung vor, wie man besonders auch die oben (S. 957) erwähnte feinere Structur der bestimmten Gruppirung (Sinnesknospen) der Riechzellen und der Stützzellen zu begründen versucht hat. In seiner Ausbildung complicirt sich das Organ auf mancherlei Art,

theils durch Vorrichtungen, die dem Schutz oder auch der intensiveren Wirksamkeit (durch Oberflächenvergrößerung) dienen, oder in der allmählichen Detachirung eines Abschnitts (Jacobson'schen Organ) zu speciellerer Verrichtung, und zu Allem werden Dienste von der Nachbarschaft geleistet. Aber auch aus dem eigensten Boden des Organs erwachsen Hülfsorgane in Drüsen, welchen nach ihrer Ausbildung eine bedeutende Rolle zuzukommen scheint. Außer jenen, welche an der

Fig. 619.



Ein Theil der Riechschleimhaut mit dem Riechnerv von Lepus cuniculus. *gl* Riechknäuel (Glomeruli). *fo* Riechfäden. *fc* Foramen cribrosum. *R* Riechzellen. *st* Stützzellen. (Nach G. Retzius.)

Außenseite des Riechorgans befindlich, bei den Reptilien eine kurze Erwähnung finden mussten (S. 961), bestehen auch mit der Riechschleimhaut zusammenhängende innere. Da wir denselben bei den Darstellungen keine genauere Würdigung widmen konnten, um so mehr, als auch das Specielle ihrer Leistungen noch dunkel ist, so möge ihrer hier summarisch nach jener des Jacobson'schen Organs gedacht sein.

Mit der allmählichen Sonderung des olfactorischen Werkzeuges, bei welcher die Oberflächenvergrößerung eine wichtige Rolle spielt, kommt die Umgebung zur Theilnahme, wie es bei den anderen Sinnesorganen sich trifft, aber diese Theilnahme ist eigener Art und entspricht der Besonderheit des Organs, wie sie auch an den anderen, am Seh- und am Hörorgan, auch an den Hautsinnesorganen eine verschiedene war. Überall aber ist sie geleitet von der functionellen Bedeutung des betreffenden Organs.

Nachträge.

Zu § 127, Seite 419.

Gleichfalls in der Fünfzahl kommen die Kiemenbogen den *Dipnoern* zu, schwache Knorpelstäbe, ohne besonderes Relief, und damit in der Ausbildung auf tiefster Stufe stehend.

Zu Seite 735.

Anschluss an Literatur: EDINGER, **Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Thiere. Fünfte Auflage. Leipzig 1896.**

Zu Seite 737.

Fig. 456 von Carcharias (MIKLUCHO-MACLAY) ist nach gefälliger Mittheilung von Herrn Prof. BURCKHARDT: Alopias.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.